

MAURICIO OSVALDO MOURA

**ESTRUTURA E COEXISTÊNCIA
EM UMA COMUNIDADE DE INSETOS NECRÓFAGOS**

Tese apresentada à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador:

Prof. Dr. Cláudio J. B. de Carvalho

Co-orientador:

Prof. Dr. Emygdio L. A. Monteiro-Filho

CURITIBA

2000

MAURICIO OSVALDO MOURA

ESTRUTURA E COEXISTÊNCIA
EM UMA COMUNIDADE DE INSETOS NECRÓFAGOS

Tese apresentada à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador

Prof Dr Claudio J B de Carvalho

Co-orientador

Prof Dr Emygdio L A Monteiro-Filho

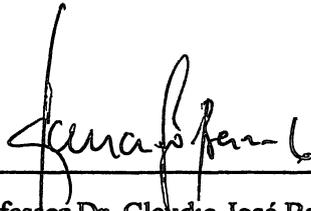
CURITIBA

2000

MAURICIO OSVALDO MOURA

**ESTRUTURA E COEXISTÊNCIA EM UMA COMUNIDADE DE
INSETOS NECRÓFAGOS**

Tese aprovada como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, no Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela comissão formada pelos professores:



Professor Dr. Claudio José Barros de Carvalho
Universidade Federal do Paraná – Orientador

Professor Dr. Ângelo Pires do Prado
Universidade Estadual de Campinas

Professor Dr. Arício Xavier Linhares
Universidade Estadual de Campinas

Professor Dr. Vinalto Graf
Universidade Federal do Paraná

Professor Dr. Mário Navarro da Silva
Universidade Federal do Paraná



**Dedico a Andréa,
..pela luz dos olhos teus...**

**“Um dia a gente ia ser Homero
a obra nada menos do que uma ilíada
depois, a barra pesando..
dava pra ser aí um Rimbaud
um Ungaretti um Fernando Pessoa qualquer
um Lorca, Um Éluard, um Ginsberg..
por fim acabamos o pequeno
poeta da província
que sempre fomos”**

Leminski

AGRADECIMENTOS

Bom.... durante o período do doutorado... .quanta coisa aconteceu! E com isso, muita gente para agradecer. Meu primeiro agradecimento vai para meu orientador Professor Claudio (intergaláctico) que, desde a graduação me honra com seus conselhos, ajuda, amizade...enfim, ORIENTAÇÃO. Ao Professor Emygdio, também meu orientador, eu devo uma grande parte da minha formação de campo (quantas conversas) e a ambos um agradecimento especial por acreditarem que as carcaças valem a pena.

Aos amigos... um agradecimento muito especial ao Mingau (= Baby), Zé (PE), Marcelinha, Popa, Duba (= Márcio) e Batinho (General..) por toda a inspiração, alegria, cafés, broncas, cachimbos, e-mails, muita ciência e um laboratório (imaginem!). Ao Sionei, pelo exemplo constante e, a Carol, Biro (meu disco) e a Ana pelas conversas, discussões e festas muito boas.

Ao Professor Marcelo Aranha (Marcelão), responsável direto pela minha entrada no “mundo das comunidades”.

Aos colegas do Departamento de Ciências Biológicas – UNICENTRO por todo o apoio. Em especial a Lucélia (intrépida companheira nas viagens), Marilda, Maria Eliza, Carlão e João Luis.

Ao César, Marcela, Gustavo e Márcio pelos pitacos nas versões anteriores da tese.

Ao Professor Oldemir, pela ajuda constante na obtenção dos ratos junto ao biotério.

Aos professores Rita Tibana e Vinalto Graf pelas identificações de material.

A coordenação do Curso de Entomologia pelo apoio total.

SUMÁRIO

RESUMO.....	x
ABSTRACT.....	xi
PREFÁCIO.....	1
CAPÍTULO I: ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE DÍPTEROS NECRÓFAGOS: PADRÕES DE ABUNDÂNCIA E PARTILHA DE RECURSOS .	3
INTRODUÇÃO.....	4
MATERIAL E MÉTODOS.....	5
INSTALAÇÃO DOS EXPERIMENTOS	5
COLETA DOS EXEMPLARES DE INSETOS	6
DETERMINAÇÃO DAS FASES DE DESENVOLVIMENTO OVARIANO.	7
IDENTIFICAÇÃO DOS EXEMPLARES.	8
ANÁLISE ESTATÍSTICA	8
ANÁLISE DE SOBREPOSIÇÃO DO NICHOS E DE ESPECIALIZAÇÃO DO NICHOS	9
RESULTADOS.....	10
ADULTOS COLETADOS	10
ESPECIES CRIADAS NA CARÇA	15
ABUNDÂNCIA E COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES EM RELAÇÃO AO TAMANHO DA CARÇA	20
DISCUSSÃO.....	23
CONCLUSÃO.....	25
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25
ANEXOS.....	29
CAPÍTULO II: AGREGAÇÃO E COEXISTÊNCIA EM UMA COMUNIDADE NECRÓFAGA.	30
INTRODUÇÃO.....	31
<i>O MODELO DE AGREGAÇÃO</i>	32
DESCRIÇÃO DO MODELO	32
MATERIAL E MÉTODOS.....	39
ANÁLISE ESTATÍSTICA	39
RESULTADOS.....	42
AGREGAÇÃO	42
ASSOCIAÇÃO	51
FACILITAÇÃO DA COEXISTÊNCIA.	59
DISCUSSÃO.....	61
CONCLUSÃO.....	65
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	65

CAPÍTULO III: HETEROGENEIDADE AMBIENTAL E SEU EFEITO EM PREDADORES E PARASITÓIDES DE UMA COMUNIDADE NECRÓFAGA.....	69
INTRODUÇÃO.....	70
MATERIAL E MÉTODOS.....	71
IDENTIFICAÇÃO DOS EXEMPLARES.	71
ANALISE ESTATÍSTICA	72
RESULTADOS.....	72
RESPOSTAS A VARIAÇÃO AMBIENTAL	73
DISCUSSÃO.....	79
CONCLUSÃO.....	82
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	82

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II

Tabela 01. Número de indivíduos das espécies coletadas durante Janeiro (Exp I), Fevereiro (Exp II) e março (Exp III) de 1999 em armadilhas contendo carcaças de camundongo	11
Tabela 02. Frequência de ocorrência de indivíduos das espécies coletadas em relação a fase de desenvolvimento ovariano que estas apresentaram	14
Tabela 03 Espécies e frequência de ocorrência de Díptera necrófagas que criaram-se em carcaças de ratos	16
Tabela 04 Razão sexual dos exemplares que criaram-se em em carcaças de ratos	17
Tabela 05 Tempo médio e mínimo entre a dispersão para o substrato de pupariação e a emergência do adulto nas espécies criadas em carcaças de ratos	18
Tabela 06; Número de indivíduos criados em cada classe de peso e número médio de espécies presentes no sistema	20
Tabela 07. Valores do índice de especialização de Levins estandardizado (B_s) e o número de recursos utilizados (NRU) pelas espécies necrófagas no campus da Universidade Federal do Paraná	22
Tabela 08 Estatísticas descritivas das simulações de aleatorização da distribuição do número de indivíduos de espécies necrófagas do campus da Universidade Federal do Paraná.	22

CAPÍTULO III

Tabela 01 Espécies criadas e número de indivíduos que emergiram a partir de carcaças de ratos em decomposição	43
Tabela 02: Número total de indivíduos (n), média, variância, índice de dispersão (I), valor da agregação do índice de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) para os táxons que emergiram durante Janeiro de 1999	45
Tabela 03 Número total de indivíduos (n), média, variância, índice de dispersão (I), valor da agregação do índice de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) para os táxons e grupos de táxons que emergiram durante Fevereiro de 1999 (experimento II) a partir de carcaças de rato em decomposição	46
Tabela 04. Número total de indivíduos, média, variância, índice de dispersão (I), valor da agregação do índice de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) para os táxons que emergiram durante Março de 1999 (experimento III) a partir de carcaças de rato em decomposição.	47
Tabela 05 Valores do índice de Green para as espécies que emergiram a partir de carcaças de ratos em decomposição durante os meses de Janeiro (experimento I), Fevereiro (experimento II) e março (experimento III) de 1999	48

Tabela 06	Valores dos parâmetros da função exponencial para os táxons que emergiram durante Janeiro de 1999 (experimento I) a partir de carcaças de rato em decomposição.	49
Tabela 07	Valores dos parâmetros da função exponencial para os táxons que emergiram durante Fevereiro de 1999 (experimento II) a partir de carcaças de rato em decomposição	50
Tabela 08	Valores dos parâmetros da função exponencial para os táxons que emergiram durante Março de 1999 (experimento III) a partir de carcaças de rato em decomposição	50
Tabela 09	Valores do índice de associação Phi (ϕ) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato durante Janeiro de 1999 (experimento I)	53
Tabela 10	Valores do índice de associação Phi (ϕ) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato durante Fevereiro de 1999 (experimento II)	54
Tabela 11	Valores do índice de associação Phi (ϕ) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato durante Março de 1999 (experimento III)	54
Tabela 12	Valores do índice de agregação intraespecífica de Ives (C_1) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Janeiro de 1999 (experimento I)	55
Tabela 13	Valores do índice de agregação intraespecífica de Ives (C_1) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Fevereiro de 1999 (experimento II)	56
Tabela 14	Valores do índice de agregação intraespecífica de Ives (C_1) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Março de 1999 (experimento III)	56
Tabela 15	Valores do índice de agregação intraespecífica de Sevenster (C_S) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Janeiro de 1999 (experimento I)	57
Tabela 16	Valores do índice de agregação intraespecífica de Sevenster (C_S) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Fevereiro de 1999 (experimento II)	58
Tabela 17	Valores do índice de agregação intraespecífica de Sevenster (C_S) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Março de 1999 (experimento III)	58
Tabela 18	Probabilidade de diferenças entre as médias obtidas nos 3 experimentos pelos índices de agregação intraespecífica de Ives (C_1) e Sevenster (C_S) de uma média igual a zero	59

CAPÍTULO III

Tabela 01	Número total, média e desvio padrão de predadores e parasitóides coletados em carcaças de ratos em decomposição no campus da Universidade Federal do Paraná durante Janeiro (exp I), Fevereiro (exp II) e Março (exp III) de 1999.	73
-----------	--	----

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 01. Grid utilizado para o experimento de agregação	7
Figura 02: Número de indivíduos coletados nos 03 experimentos	12
Figura 03 Número médio de indivíduos adultos coletados de <i>Lucilia eximia</i> , <i>Chrysomya albiceps</i> e <i>Oxysarcodexia paulistanensis</i> nos 03 experimentos	13
Figura 04 Número médio de indivíduos criados nos Experimentos I, II e III	16
Figura 05 Tempo médio de desenvolvimento decorrido entre a dispersão do substrato e a emergência dos adultos	19
Figura 06 Relação entre a abundância e o tempo médio de desenvolvimento e entre a abundância e o tempo de desenvolvimento mínimo	19
Figura 07. Número médio de indivíduos criados em classe de peso.	20
Figura 08 Relação entre o peso da carcaça e a abundância de indivíduos das espécies necrófagas criados e relação entre o peso da carcaça e a densidade das espécies necrófagas criadas	21
Figura 09 Distribuição dos valores do índice de especialização do nicho de Levins	21

CAPÍTULO II

Figura 01 Histograma de distribuição dos valores agrupados do coeficiente de associação Phi para as espécies que emergiram de carcaças de ratos em decomposição	51
Figura 02 Valores da relação entre a agregação intraespecífica com a interespecífica (Ln A) para os experimentos I (A), II (B) e III (C)	60
Figura 03. Valores do efeito relativo da agregação intraespecífica de cada espécie e todos os seus competidores potenciais combinados (A_{agr}) em cada experimento	60

CAPÍTULO III

Figura 01 Relação entre o peso da carcaça e a frequência de <i>Atractodes</i> sp (A); <i>Hemencyrtus</i> sp. (B) e Predadores (C)	74
Figura 02 Relação entre a abundância de indivíduos que emergiram de carcaças em decomposição nos três experimentos com a frequência de ocorrência de <i>Atractodes</i> sp (A), <i>Hemencyrtus</i> sp (B) e Predadores (C)..	75
Figura 03. Relação entre a densidade de indivíduos que emergiram de carcaças em decomposição nos três experimentos com a frequência de ocorrência de <i>Atractodes</i> sp (A)); <i>Hemencyrtus</i> sp (B) e Predadores (C)..	75
Figura 04. Relação entre as espécies de Coleoptera e as variáveis peso, abundância e densidade.	76
Figura 05. Relação entre o tempo de permanência da carcaça no campo e a frequência de ocorrência de <i>Atractodes</i> sp (A)), <i>Hemencyrtus</i> sp (B) e Predadores (C)	77

Figura 06 Diagrama demonstrando o modelo hierárquico relacionando as variáveis peso (tamanho da carcaça), abundância e densidade (das espécies necrófagas) com a probabilidade de ocorrência do parasitóide *Atractodes* sp em carcaças 78

Figura 07 Diagrama demonstrando o modelo hierárquico relacionando as variáveis peso (tamanho da carcaça), abundância e densidade (das espécies necrófagas) com a probabilidade de ocorrência dos predadores em carcaças .. . 78

Figura 08 Diagrama demonstrando o modelo hierárquico relacionando as variáveis peso (tamanho da carcaça), abundância e densidade (das espécies necrófagas) com a probabilidade de ocorrência do parasitóide *Hemencyrtus* sp.em carcaças. 79

RESUMO

Comunidades associadas a matéria orgânica animal em decomposição constituem-se em ótimos modelos para se testar várias hipóteses relacionadas a diversidade e coexistência. Este estudo descreve experimentos de campo delineados para determinar os mecanismos potenciais que atuam na manutenção da diversidade e na estrutura da comunidade tais como a competição interespecífica e a agregação. A comunidade é composta por vinte e seis espécies sendo vinte e uma necrófagas, duas parasitóides e três predadores. Embora fosse possível detectar partilha de recursos, este mecanismo não explica a alta sobreposição de nicho encontrada e nem a coexistência das espécies. Assim sendo, os resultados são mais consistentes com as premissas do modelo da agregação proposto por Schorrock's et al. (1979) do que com uma estruturação devido a competição interespecífica. A baixa ocorrência de predadores e parasitóides sugerem que esta guilda tem uma função secundária na manutenção da diversidade. Os resultados confirmam a importância da escala espacial nas respostas dos organismos ao meio. Tal plasticidade deve ser levada em consideração quando da utilização de dados experimentais de laboratório.

ABSTRACT

Carrion communities constitute an excellent model to address several issues regarding species diversity and coexistence. This study reports field experiments designed to assess potential mechanisms that could structure community and promote coexistence namely: resource partitioning and aggregation. The community was composed by a total of twenty six species: twenty one carrion flies, two parasitoids and three predators. Even though initial analysis detected some level of resource partitioning, this mechanism could not account for the broad niche overlap and species coexistence found in this community. Therefore the results are more consistent with the Schorrock's (1979) aggregation model than, a community structured by intraspecific competition. The low prevalence of predators and parasitoids suggests that they exert a secondary role in promoting species coexistence. The findings confirm the importance of spatial scale in determining organismal responses to the environment. And, such plasticity should be taken into account when using experimental data

PREFÁCIO

“ We know that such disorder can be
a source of order in species interactions ”

A ecologia de comunidades sofreu mudanças grandes em seu arcabouço teórico durante as últimas três décadas. Os padrões de estruturação baseados na noção de equilíbrio da natureza (“balance of nature”) em um ambiente homogêneo sujeito a uma regulação ligada a densidade, estão sendo substituídos pela noção de um ambiente fragmentado espacialmente (Pianka, 1994; Hanski, 1996).

A partir do reconhecimento da existência de uma heterogeneidade ambiental, houve a necessidade do reconhecimento que os processos poderiam agir em escalas locais e regionais. Esta noção também modificou as idéias sobre a estruturação das populações que deveriam então, interagir tanto no espaço como no tempo (Hanski, 1996) não existindo ligações fortes em cada nível para manter o equilíbrio. Desta forma, foi introduzida, uma nova classe de modelos, tendo em comum parâmetros que descreveriam esta fragmentação ambiental.

Esta mudança de visão permitiu que se incorporassem aos modelos as variações (ruídos) que os ecólogos de campo sempre encontraram, como no caso de variações aleatórias nos parâmetros vitais, relações densidade-dependente negativas e até densidade invariantes (Kareiva, 1990). Embora a forma de encarar o ambiente tenha mudado, as questões básicas da ecologia de comunidades permaneceram as mesmas (Pianka, 1994).

Uma destas questões básicas refere-se aos padrões de diversidade, procurando compreender quais processos poderiam levar a determinação do número de espécies componentes do sistema. Do ponto de vista teórico, várias explanações são possíveis, destacando-se o efeito da competição intraespecífica, dos predadores e parasitas e da variação ambiental.

Uma das formas de se analisar as explicações propostas para a coexistência das espécies é confrontar dados retirados do campo com as predições (premissas) de cada hipótese. Assim, comunidades associadas à matéria orgânica em decomposição tornam-se um bom microcosmo para tais estudos, pois constituem-se de unidades discretas, replicáveis e com variação temporal e espacial.

As comunidades associadas à matéria orgânica animal em decomposição têm sido estudadas de forma no Brasil desde a década de 1980, principalmente devido à aplicabilidade dos resultados de tais estudos em entomologia médico criminal (Monteiro-Filho & Penereiro, 1987, Sousa & Linhares, 1997, Moura et. alli 1997 entre outros)

Embora exista uma base de dados importante não se estudou, ainda, tais comunidades sobre o ponto de vista da organização e manutenção da diversidade. Assim, este trabalho foi delineado com o objetivo de responder a três perguntas básicas: 1) Qual o papel da competição interespecífica na estruturação desta comunidade? 2) A agregação de competidores facilita a coexistência? e 3) Qual o efeito da heterogeneidade ambiental na relação predador ou parasita e hospedeiro e, na constituição geral da comunidade?

As três perguntas que nortearam a realização deste estudo estão reunidas em três capítulos ao longo dos quais se discute o tema da coexistência de competidores e efeito espacial na constituição da comunidade.

Referências Bibliográficas

- Hanski, I., 1996 *Metapopulation ecology* in O E Rhodes, R K Chesser and M H Smith Eds *Population dynamics in ecological space and time* University of Chicago Press, Chicago
- Kareiva, P M., 1990 *Stability from variability* *Nature* 344 111-112
- Monteiro-Filho, E L A., and J L Penereiro 1987 *Estudo de Decomposição e Sucessão sobre uma carcaça animal numa área do Estado de São Paulo, Brasil* *Revista Brasileira de Biologia* 47 289-295
- Moura, M O., C J B de Carvalho and E L A Monteiro-Filho, 1997 *A preliminary analysis of insects of Medico-Legal importance in Curitiba, state of Paraná* *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 92 269-274
- Souza, A M and A X Linhares, 1997 *Diptera and Coleoptera of potential forensic importance in Southeastern Brazil: relative abundance and seasonality* *Med. Vet. Entomol.* 11 8-12
- Pianka, E R., 1994 *Evolutionary ecology* 5ª ed Harper & Collins, New York

CAPÍTULO I

ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE DíPTEROS NECRÓFAGOS: PADRÕES DE ABUNDÂNCIA E PARTILHA DE RECURSOS

ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE DÍPTEROS NECRÓFAGOS PADRÕES DE ABUNDÂNCIA E PARTILHA DE RECURSOS

INTRODUÇÃO

Comunidades necrófagas possuem como substrato de formação, o corpo de algum animal, sendo que tais comunidades, são as responsáveis pela maior parte da decomposição animal

Além de sua importância em relação ao sistema de decomposição e de sua aplicação em análises de estimativas de tempo de morte (Catts & Goff, 1992), tais comunidades têm se constituído em bons sistemas para o teste de teorias pela possibilidade de replicação e de criação das espécies constituintes

Como um padrão geral, 10 espécies em média coexistem nestas comunidades (Beaver, 1977, Hanski & Kuusela, 1977) Este grande número de espécies coexistindo favoreceu o aparecimento de vários processos que poderiam levar a este padrão A maior parte das explicações utiliza-se das premissas associadas à competição interespecífica como a força organizadora destas comunidades

Neste sentido, Denno & Cothran (1975, 1976) demonstraram, através de experimentos de exclusão, os efeitos dos eixos de sazonalidade, sucessão e tamanho da carcaça como as principais variáveis na diversificação do nicho das espécies necrófagas Da mesma forma, Kneidel (1984) também realizou experimentos com carcaças testando as afirmações de Denno & Cothran (op. cit.), chegando à conclusões similares

Embora existissem evidências favoráveis à competição interespecífica como o processo responsável pela estruturação da comunidade, a extrema variabilidade encontrada nestes mesmos dados levou à formulação de novas hipóteses para este processo Os primeiros a formularem uma hipótese alternativa foram Schorrock et al. (1979) Estes pesquisadores demonstraram que esta grande variação espacial nas espécies poderia favorecer a coexistência na medida em que houvesse agregação intraespecífica

Ambas as explicações, competição e agregação, fornecem premissas testáveis Com relação à competição e a estrutura de comunidades, vários aspectos do nicho tem sido empregados como forma de se testar as premissas teóricas (Schoener, 1974)

Para comunidades necrófagas, como citado anteriormente, as variáveis sazonalidade, sucessão, tamanho e tipo da carcaça têm sido utilizadas como descritores dos eixos de utilização do recurso. Variações sazonais, tem sido constatadas em vários trabalhos (Hanski, 1987, Souza & Linhares, 1997). Embora ocorra o deslocamento de algumas espécies para determinada estação, dentro da mesma estação outro eixo deveria ser responsável pela separação dos nichos. Assim, a sucessão das espécies sobre o recurso foi relacionada como um outro eixo responsável pela separação dos nichos.

Da mesma forma que na sazonalidade, podem ser observados em vários estudos uma separação significativa entre as fases da sucessão e as espécies componentes destas fases (Souza & Linhares, 1997). Embora ocorra uma separação entre as espécies devido às diferentes fases de decomposição, também ocorre uma sobreposição muito grande entre os períodos em que as larvas coexistem no recurso (Schoenly & Reid, 1987) além do fato de que, em carcaças pequenas (< 50g), a sucessão é praticamente inexistente.

Desta forma, o eixo tamanho de carcaça tornou-se também uma variável importante para se determinar a diminuição na sobreposição dos nichos. Com relação ao tamanho da carcaça e seu papel na estrutura da comunidade, existe uma grande divergência na literatura. Alguns autores conseguiram determinar em seus estudos uma preferência de determinadas espécies com relação à certas classes de tamanho de carcaça (Denno & Cothram, 1975, Kneidel, 1984). Entretanto, outros não obtiveram tal resultado (Beaver, 1977, Kuusela & Hanski, 1982).

A competição tem sido demonstrada constantemente em comunidades necrófagas em várias regiões do mundo (Beaver, 1973, Denno & Cothram, 1975, Hanski & Kuusela, 1977, Kneidel, 1983, 1984), mas seu papel como mecanismo estruturador da comunidade tem permanecido controverso. Desta forma, os objetivos deste capítulo são descrever a estrutura da comunidade de dípteros necrófagos em Curitiba, Paraná e testar, através da análise de sobreposição de nicho e de especialização, o efeito da competição interespecífica como o processo estruturador nesta comunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Instalação dos Experimentos

Durante os meses de Janeiro a Março de 1999, foram realizados três experimentos em uma área dentro do campus do Centro Politécnico da Universidade

Federal do Paraná, município de Curitiba, Paraná Esta área representa um remanescente de floresta ombrófila mista ou floresta de araucária (Veloso et al. 1991)

Em cada experimento foram utilizadas 36 carcaças de ratos distribuídas desta forma 10 carcaças pequenas colocadas em armadilhas (Ferreira, 1978), dois grupos de 10 carcaças pequenas colocadas agrupadas em duas gaiolas e seis carcaças médias ou grandes colocadas em gaiolas Foram consideradas carcaças pequenas aquelas com peso inferior a 100 gramas, médias entre 100 e 200 gramas e grandes com peso superior a 200 gramas A distribuição dos pesos corresponde a variação dos pesos de pequenos mamíferos encontradas na área (E L A Monteiro-Filho, dados não publicados)

As gaiolas foram utilizadas para prevenir a ação de necrófagos de porte maior (gambás, cachorros) sendo construídas em madeira e revestidas com tela de uma polegada Abaixo da base inferior da gaiola inseria-se uma gaveta removível contendo vermiculita para pupariação

Com relação às carcaças pequenas, tanto as presentes nas armadilhas quanto nas gaiolas, todas foram colocadas dentro de um pote pequeno contendo vermiculita para a pupariação das larvas

Como substrato foram utilizados ratos albinos (*Rattus norvegicus* L) obtidos junto ao biotério da Universidade Federal do Paraná, sendo normalmente membros da mesma ninhada Todos os animais foram sacrificados em campo através de deslocamento cervical Após terem sido sacrificados, os animais eram pesados e então alocados aleatoriamente, utilizando-se um gerador de números aleatórios, dentro de uma grade previamente delineada Esta grade, com dimensões de 60m x 50m, continha 30 células com distância média de 8 metros entre seus centros (Fig 01)

De posse dos dados de peso dos animais (sacrificados) nos três experimentos foram definidas posteriormente 5 classes para as análises Classe A (< 50g), Classe B (50-100g), Classe C (100-150g), Classe D (150-200g) e Classe E (> 200g)

Coleta dos Exemplares de Insetos

Exemplares adultos foram coletados apenas nas dez armadilhas Para a coleta deste material, foram feitas vistorias diárias nas armadilhas retirando-se todos os adultos presentes que eram então levados para o laboratório, identificados e contados por sexo Todos os dados foram separados pela posição da armadilha no grid Esta coleta foi realizada até que 2/3 da carcaça tivessem sido consumidos pelas larvas presentes, o que impediria uma colonização posterior

A coleta de imaturos foi feita em todas as carcaças da grade. Para carcaças pequenas (< 100g), à medida que as larvas tivessem consumido aproximadamente 2/3 do tamanho eram removidas para o laboratório. Já, para as carcaças maiores a bandeja contendo vermiculita era coletada diariamente até que não apresentassem nenhuma larva por dois dias consecutivos.

Todas as coletas de imaturos foram levadas para o laboratório e os exemplares acondicionados em frascos plásticos de dois litros contendo vermiculita e cobertos com gaze. Estes frascos foram deixados em uma casa de vegetação à temperatura ambiente até a emergência dos adultos.

Os adultos que emergiram foram sacrificados com acetato de etila, identificados e contados. Foi também registrado o tempo de desenvolvimento, considerado aqui o tempo desde a dispersão para o substrato até a emergência do adulto.

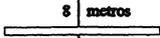
	A	B	C	D	E	F
1						
2						
3						
4						
5						

Figura 01 Grade utilizada para o experimento de agregação. Os números e as letras representam a localização de cada célula.

Determinação das fases de Desenvolvimento Ovariano

Após a coleta e identificação dos adultos (mesmo como morfo-espécies), procedeu-se à análise do estágio de desenvolvimento ovariano de aproximadamente 1/3 das fêmeas coletadas. Para esta análise os abdomens das fêmeas foram dissecados em solução salina (0,8 %) e, observados em lupa e microscópio para a determinação do estágio ovariano.

Como padrão seguiu-se para todas as espécies a classificação proposta por Avancini & Prado (1986) que divide a ovogênese em 10 estágios que, ainda, podem ser agrupados nas classes Pré-vitelogênese (PV), Vitelogênese (VT), Madura (MD) e Oviposição recente (OR). Esta classificação foi utilizada pela sua abrangência e, por permitir uma comparação com trabalhos recentes realizados no Brasil.

Identificação dos Exemplos

A identificação dos espécimes, com exceção das espécies da família Sarcophagidae e Piophilidae, foi feita no Laboratório de Biogeografia e Biodiversidade de Diptera do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná

As espécies pertencentes aos Sarcophagidae foram identificadas pela Professora Rita Tibana do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro

Todas as espécies estudadas encontram-se depositadas na Coleção de Entomologia Padre Jesus Santiago Moure do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná

Análise estatística

As análises estatísticas foram utilizadas com o objetivo de se detectar padrões de estrutura nas bases de dados coletadas. Foram utilizadas duas bases de dados: adultos coletados e adultos criados. Em ambas as, antes de qualquer análise, as variáveis foram testadas graficamente quanto à normalidade através da relação entre a variável em questão e uma variável formada pelos valores esperados a partir de uma distribuição normal.

Quando a variável era aceita como distribuída de forma normal todos os testes utilizados foram paramétricos. Caso a variável não seguisse uma distribuição normal esta poderia ser transformada $[\log(x+1)]$ e então utilizados os testes paramétricos pertinentes. Caso a transformação empregada ainda não resultasse em normalidade, os dados foram tratados com testes não paramétricos.

Para os adultos, foi utilizado o teste de Kruskal Wallis (KW), uma análise de variância não paramétrica, para se testar o efeito dos experimentos e da posição na atração dos insetos para as armadilhas. Para as espécies mais abundantes foi testado o efeito do experimento, posição e sua interação além de se testar a existência de diferenças entre a frequência das espécies nas diferentes fases de desenvolvimento ovariano através da análise de variância paramétrica (ANOVA) utilizando-se o teste de Scheffé para as análises não programadas *a posteriori*. O teste acerca da razão sexual nesta base de dados foi feita através do teste de Mann-Witney (U) (Zar, 1984, Potvin & Roff, 1993).

Para as espécies que emergiram em laboratório foi testado o efeito do experimento através de análise de variância paramétrica (ANOVA) e a variação entre o

tempo de desenvolvimento entre as espécies através do teste de Kruskal-Wallis (KW) A razão sexual foi comparada utilizando o teste χ^2 (Zar, 1984, Potvin & Roff, 1993)

Após ter sido feito o teste de Kruskal-Wallis foi realizado um teste de medianas, que corresponde a uma tabela de contingência onde as entradas são o número de casos em cada amostra que ocorrem acima e abaixo do valor da mediana A partir desta tabela computa-se os valores do χ^2 comparando-se então com a hipótese nula de que 50% dos casos seriam encontrados acima da mediana e 50% dos casos abaixo

Todos os testes foram realizados no programa Statistica 5.1 (Statsoft Inc 1996)

Análise de Sobreposição do Nicho e de Especialização do Nicho

A análise da forma de utilização das espécies com relação ao tamanho da carcaça foi feito utilizando-se o índice de especialização de Levins, que determina a uniformidade dos indivíduos entre os diferentes recursos Para facilitar a interpretação este índice foi posteriormente estandardizado, restringindo seus limites entre os valores zero e um (Krebs, 1989)

Como recursos, foram consideradas as classes de peso que as carcaças foram divididas

O índice de especialização de Levins é representado pela seguinte equação

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2},$$

onde p_j representa a proporção de indivíduos que utilizam a categoria J do recurso

Após ter sido calculado o valor de B , a estandardização é feita utilizando-se a seguinte equação

$$B_a = \frac{B-1}{n-1}$$

onde B é o valor do índice de Levins e n o número de classes de recursos

Para a análise da sobreposição do nicho, ou seja da porcentagem de utilização de uma determinada classe de recurso por duas espécies, foi utilizado o índice de Czechanowski, que representa a fração de indivíduos de duas espécies que emergem de um mesmo recurso O índice é calculado desta forma

$$O_{12} = O_{21} = 1 - 0,5 \sum_{i=1}^K |p_{1i} - p_{2i}|$$

onde p_{1i} e p_{2i} são as frações de espécies 1 e 2 que emergiram da classe de tamanho K

Para se testar as premissas associadas com o que se esperaria de uma comunidade estruturada por competição interespecífica, foi construído um modelo nulo para que fosse possível comparar os valores encontrados no campo com valores gerados aleatoriamente. Para a análise do modelo nulo foi utilizado o Programa Ecosim 5.11 (Gotelli & Entsminger, 2000).

O algoritmo utilizado retém o valor do nicho calculado para cada espécie mas aleatoriza como as classes de recurso são utilizadas. Desta forma, nas matrizes geradas na simulação, a utilização do recurso pelas espécies é a mesma que na matriz original (emergem do recurso na mesma proporção), mas os valores agora são independentes. Algoritmos com essas características são considerados conservadores (Lawlor, 1980).

Após a matriz simulada ter sido gerada, a sobreposição era calculada conforme descrito acima. Após 1 000 simulações a média e a variância dos valores simulados foram comparadas com os valores observados, e computados os valores das probabilidades associadas.

RESULTADOS

Adultos Coletados

Durante os três experimentos realizados foram coletados 1082 indivíduos de Diptera pertencentes à 30 espécies distribuídos por seis famílias (Tabela I). Este número de espécies pode estar sendo subestimado devido as espécies identificadas em nível de gênero, que podem conter mais de uma entidade taxonômica. As famílias Calliphoridae com 10 espécies e Sarcophagidae com 11 espécies foram dominantes durante o estudo tendo sido registradas ainda cinco espécies de Muscidae, quatro espécies de Fanniidae, uma espécie de Anthomyiidae e uma espécie de Piophilidae. Com relação a variação temporal na riqueza entre os três experimentos, no experimento I (Janeiro) foram coletadas 18 espécies, no experimento II (Fevereiro) 22 espécies e, experimento III (março) 23 espécies.

O número total de indivíduos (Fig. 2a) não foi significativamente diferente entre os três experimentos ($KW = 1,58$, $P = 0,45$) embora exista uma grande variação dos dados dentro de cada experimento (Fig. 2b). Em média foram coletados no experimento I, 8,8 indivíduos/dia enquanto que para o experimento II e III estes valores foram respectivamente de 19,4 e 19,6 indivíduos/dia.

As fêmeas predominaram entre os indivíduos coletados nos três experimentos (U
- $P < 0,001$ em todos os experimentos)

Tabela 01 Número de indivíduos (Machos e Fêmeas) das espécies coletadas durante Janeiro (Exp I),
Fevereiro (Exp II) e março (Exp III) de 1999 em armadilhas contendo carcaças de ratos

	EXP. I		EXP. II		EXP. III		TOTAL
	M	F	M	F	M	F	
CALLIPHORIDAE							
<i>Chrysomya albiceps</i>	0	14	01	52	07	64	138
<i>Chrysomya megacephala</i>	-	-	0	01	0	04	06
<i>Chrysomya putoria</i>	-	-	-	-	0	04	04
<i>Calphora vicina</i>	-	-	0	01	-	-	01
<i>Lucilia eximia</i>	01	69	19	156	98	165	508
<i>Lucilia sericata</i>	0	01	-	-	01	01	03
<i>Paralucilia xanthogeneates</i>	-	-	02	02	0	05	09
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	-	-	0	02	01	02	05
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	0	05	0	02	-	-	07
MUSCIDAE							
<i>Ophyra aenescens</i>	0	02	05	01	0	01	09
<i>Ophyra solitaria</i>	-	-	-	-	0	01	01
<i>Sarcopromusca pruna</i>	-	-	0	01	0	01	02
<i>Synthesiomia nudiseta</i>	-	-	0	01	0	02	03
<i>Psilochaeta pampeana</i>	-	-	-	-	0	01	01
FANNIIDAE							
<i>Fannia femoralis</i>	-	-	01	01	-	-	02
<i>Fannia obscurinervis</i>	0	02	0	05	-	-	07
<i>Fannia pusio</i>	-	-	01	06	-	-	07
<i>Fannia spp</i>	0	09	0	08	0	08	25
ANTHIOMYIIDAE							
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	0	02	-	-	-	-	02
SARCOPHAGIDAE							
<i>Helicobia aurescens</i>	01	01	-	-	01	02	05
<i>Towsendomyia halli</i>	0	03	03	02	0	02	10
<i>Sarcodexia lambens</i>	-	-	01	04	0	06	11
<i>Pattonela resona</i>	0	02	-	-	-	-	02
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	05	30	42	53	21	61	212
<i>Oxysarcodexia culmiforceps</i>	02	02	08	06	01	02	21
<i>Oxysarcodexia thornax</i>	0	01	09	09	05	03	27
<i>Oxysarcodexia sp</i>	0	04	02	04	01	03	14
<i>Sarcophagula sp</i>	0	01	0	02	0	10	13
<i>Ravinia sp</i>	-	-	-	-	0	01	01
PIOPHILIDAE							
<i>Piophilidae</i>	0	11	0	09	01	06	27

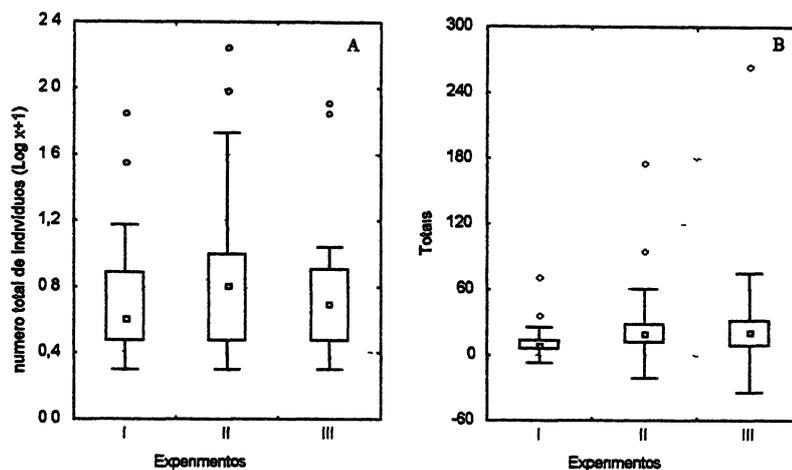


Figura 02 Número de indivíduos coletados nos 03 experimentos com armadilhas com isca de carcaças de rato no Campus da Universidade Federal do Paraná A – Gráfico indicando a posição da mediana, seu intervalo de confiança (25 e 75%), seus valores máximos e os extremos B – Gráfico indicando a média dos indivíduos coletados, o erro padrão da média, o desvio padrão e os valores extremos

A comunidade é dominada por três espécies, *Lucilia eximia* Wiedemann, *Oxysarcodexia paulistanensis* (Mattos) e *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) Para *L. eximia* não houve diferença significativa no número de indivíduos coletados entre os três experimentos (KW = 2,96, P = 0,22) A posição da armadilha também não foi uma variável que influenciou na abundância dos adultos nos três experimentos (KW = 11,87, P = 0,22) embora, apenas para o experimento II o teste de medianas mostrou-se significativo ($\chi^2 = 18,28$, 2 GL, P = 0,03) Embora não tenham ocorrido diferenças significativas entre as medianas com relação a posição da armadilha, existe uma variação na abundância de *L. eximia* com relação a posição na grade (Fig 3)

A espécie *C. albiceps* também não mostrou variação no número de indivíduos entre os experimentos (KW = 2,91, P = 0,23) e posição da armadilha (KW = 7,82, P = 0,55) embora, como em *L. eximia*, existe uma grande variação (Fig 3)

Para o sarcófago *O. paulistanensis* também não ocorreu diferença significativa entre o número de indivíduos coletados nos três experimentos (KW = 2,47, P = 0,29) e da mesma forma, a posição da armadilha não afetou significativamente o número de exemplares coletados (KW = 7,82, P = 0,55)(Fig 03)

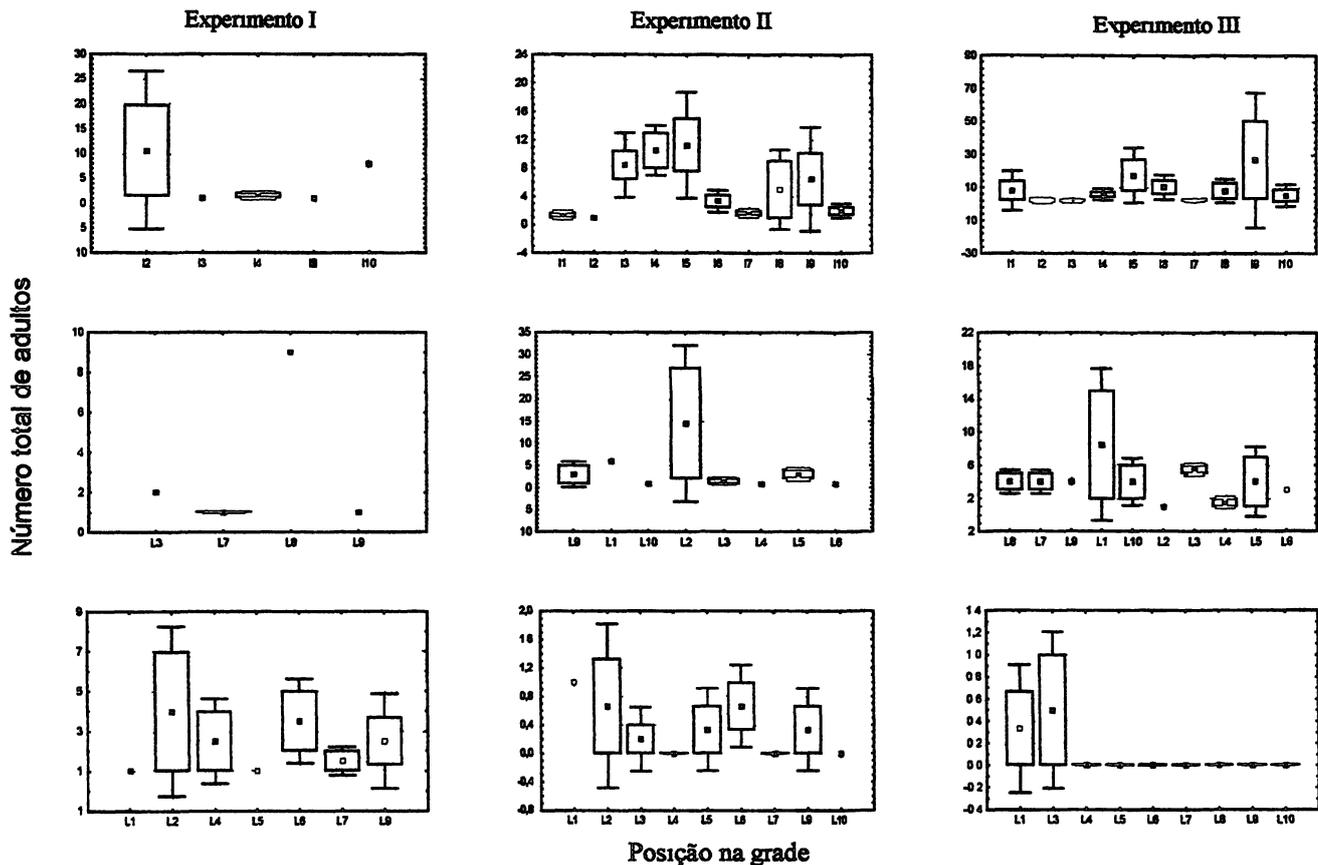


Figura 03 Número médio de indivíduos adultos coletados de *Lucilia eximia* (linha superior), *Chrysomya albiceps* (Linha mediana) e *Oxysarcodexia paulistanensis* (Linha inferior) nos três experimentos com armadilhas com isca de carcaças de rato no Campus da Universidade Federal do Paraná Os símbolos referem-se a posição na grade (anexo 01) Médias, erro padrão da média e desvio padrão

Com relação à variação temporal na captura, estas três espécies não foram afetadas significativamente embora exista uma predominância de *L. eximia* no primeiro e segundo dias, de *C. albiceps* no segundo dia e de *O. paulistanensis* no segundo e terceiro dias

Os resultados das análises dos estágios ovarianos estão resumidas na tabela 02 De uma maneira geral a maioria das fêmeas de Calliphoridae dissecadas estavam nas fases vitelogênica e madura Com relação aos muscúdeos, apenas *Ophyra aenescens* teve ovários analisados que, encontravam-se principalmente no estágio maduro e de oviposição recente Para as fêmeas das espécies de Fanniidae dissecadas, a maioria encontrava-se no estágio de vitelogênese Os indivíduos de Sarcophagidae dissecados encontravam-se principalmente nos estágios iniciais de vitelogênese

Tabela 02 Frequência das espécies de Diptera coletadas em Curitiba e suas fases de desenvolvimento ovariano As fases são pré-vitelogênica (PV), vitelogênica (VT), madura (MD) e oviposição recente (OR)

		Fêmeas dissecadas			
		PV	VT	MD	OR
CALLIPHORIDAE					
<i>Chrysomya albiceps</i>	99	12	47	25	15
<i>Chrysomya megacephala</i>	5	-	2	1	2
<i>Chrysomya putoria</i>	4	-	3	-	1
<i>Caliphora vicina</i>	Não dissec				
<i>Lucilia eximia</i>	220	27	67	37	89
<i>Lucilia sericata</i>	2	-	1	1	-
<i>Paralucilia xanthogeneiataes</i>	5	-	2	2	1
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	4	-	-	3	1
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	9	-	3	1	5
MUSCIDAE					
<i>Ophyra aenescens</i>	6	-	-	2	4
<i>Ophyra solitaria</i>	Não dissec				
<i>Sarcopromusca pruna</i>	Não dissec				
<i>Synthesiomyia midiseta</i>	Não dissec				
<i>Psilochaeta pampeana</i>	Não dissec				
FANNIIDAE					
<i>Fannia femoralis</i>	Não dissec				
<i>Fannia obscurinervis</i>	3	-	3	-	-
<i>Fannia pusio</i>	2	-	2	-	-
<i>Fannia spp</i>	7	2	5	-	3
ANTHOMYIIDAE					
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	2	-	-	-	2
SARCOPHAGIDAE					
<i>Helicobia aurescens</i>	2	-	-	2	-
<i>Townsendmyia halli</i>	6	-	2	2	2
<i>Sarcodexia lambens</i>	4	1	2		1
<i>Pattonela resona</i>	2	-	-	-	2
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	53	5	32	7	9
<i>Oxysarcodexia culmiforceps</i>	10	3	4	3	-
<i>Oxysarcodexia thornax</i>	10	3	5	-	2
<i>Oxysarcodexia sp</i>	5	1	2	2	-
<i>Sarcophagula sp</i>	6	1	3	-	2
<i>Ravina sp</i>	Não dissec				
PIOPHILIDAE					
<i>Prophilidae</i>	10	1	2	2	5

Para as três espécies mais abundantes, *Lucilia eximia*, *Oxysarcodexia paulistanensis* e *Chrysomya albiceps* foi possível fazer uma análise mais detalhada. A variação da frequência de ocorrência das fases de desenvolvimento ovariano foi significativa para *L. eximia* ($F_{3,228} = 2,38$, $P = 0,000$) bem como a interação entre experimento e fases de desenvolvimento ovariano ($F_{6,228} = 2,38$, $P = 0,030$). Em média, para *L. eximia*, os estágios pré-vitelogênico, ovo maduro e oviposição recente não diferiram significativamente entre si, mas foram significativamente diferentes do estágio vitelogênico. Com relação à variável posição e sua interação com as frequências dos

indivíduos nas várias fases de desenvolvimento ovariano, não houve resultados significativos ($P = 0,63$ e $P = 0,99$ respectivamente)

Para *Oxysarcodexia paulistanensis* ocorreu uma variação significativa no número de indivíduos entre os estágios de desenvolvimento ovariano ($F_{3,204} = 13,32$, $P = 0,001$) mas não ocorreu uma interação entre estágios de desenvolvimento e experimento ($F_{6,204} = 1,78$, $P = 0,10$) Da mesma forma foi significativa a interação entre posição e com as fases de desenvolvimento ovariano ($F = 1,24$, $P = 0,27$ e interação $F = 0,82$, $P = 0,72$) A fase de vitelogenese foi em média significativamente mais frequente do que as demais fases que não diferiram entre si

A relação entre, as fases de desenvolvimento ovariano e as variáveis experimento e posição, seguiram o mesmo padrão de *O paulistanensis* ou seja existe variação com relação as fases de desenvolvimento ovariano que os adultos apresentaram ($F_{3,124} = 3,05$, $P = 0,03$) mas, não existe preferência pela posição das fêmeas com relação a frequência dos indivíduos nos diferentes estágios de desenvolvimento ovariano ($F_{9,96} = 0,51$, $P = 0,86$) Com relação as interações, nenhuma delas foi significativa (experimento*Fases de desenvolvimento ovariano $P = 0,49$ e, posição*fases do desenvolvimento ovariano $P = 0,93$) A fase de vitelogenese foi a fase significativamente diferente das demais, que entre si não apresentaram diferenças significativas

Espécies criadas na carcaça

Foram criadas, durante os três experimentos realizados, 21 espécies de dípteros necrófagos totalizando 15410 indivíduos (Tabela 03) Com relação aos adultos coletados, apenas indivíduos das espécies *Coproica* sp e *Leptocera* sp não foram capturados nas armadilhas

O número de espécies e indivíduos criados foi maior no experimento I (Tabela 03) embora o experimento III tenha apresentado em média ($103 \pm 281,55$) mais indivíduos do que o experimento II ($90,6 \pm 143,92$) e o experimento I ($45,15 \pm 98,68$) (Fig 04) O efeito do experimento na média dos indivíduos coletados (dados transformados) é significativo ($F_{2,223} = 8,20$, $P < 0,001$) sendo que as análises a posteriori indicam que é o experimento II que difere dos demais

Tabela 03 Espécies e frequência de ocorrência de Díptera necrófagas que se criaram em carcaças de ratos durante Janeiro (Exp I), Fevereiro (Exp II) e Março (Exp III) de 1999 em Curitiba, Paraná

	EXP. I	EXP. II	EXP. III	TOTAL
CALLIPHORIDAE				
<i>Chrysomya albiceps</i>	542	524	311	1377
<i>Chrysomya megacephala</i>	19	-	-	19
<i>Lucilia eximia</i>	4738	2877	4647	12 262
<i>Lucilia sericata</i>	06	-	67	73
<i>Paralucilia xanthogeneiates</i>	-	-	33	33
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	109	-	11	120
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	43	-	44	87
MUSCIDAE				
<i>Ophyra aenescens</i>	55	-	-	55
<i>Ophyra chalcogaster</i>	27	-	-	27
<i>Sarcopromusca pruna</i>	50	-	-	50
FANNIIDAE				
<i>Fannia femoralis</i>	-	41	-	41
<i>Fannia pusio</i>	17	-	-	17
ANTHOMYIIDAE				
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	-	4	-	4
SARCOPHAGIDAE				
<i>Helicobia aurescens</i>	15	-	-	15
<i>Towsendmya halli</i>	222	150	635	1007
<i>Sarcodexia lambens</i>	34	27	-	61
<i>Pattonela resona</i>	61	-	-	61
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	09	-	20	29
SPHAEROCERIDAE				
<i>Coproica</i> sp	43	-	-	43
<i>Leptocera</i> sp	06	-	-	06
PIOPHILIDAE				
<i>Prophiltidae</i>	23	-	-	23

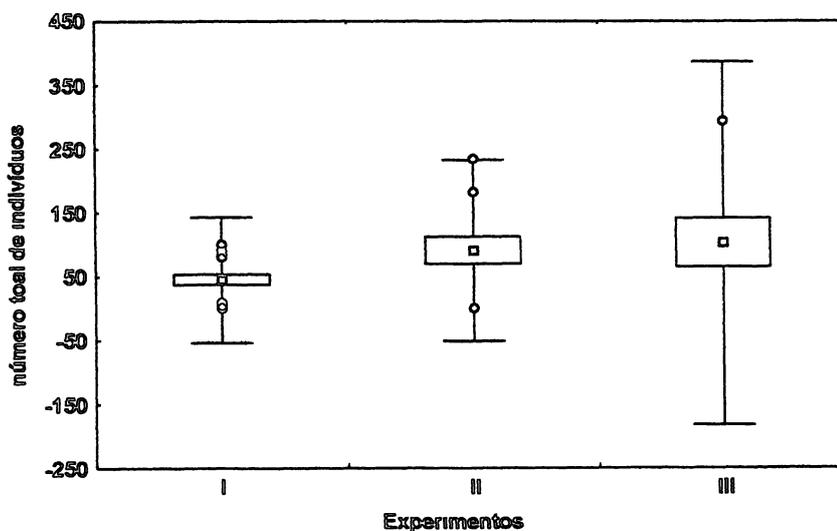


Figura 04 Número médio de indivíduos criados nos Experimentos I, II e III Os valores correspondem a média, erro padrão da média, desvio padrão e extremos

Com relação a razão sexual, foram criadas nos três experimentos mais fêmeas do que machos (Tabela 04), sendo que apenas para o experimento I esta diferença foi significativa ($\chi^2 = 13,34$, 1 GL, $P < 0,001$) Analisando-se as populações separadamente nota-se, que apenas a espécie *Sarconesia chlorogaster* apresentou desvio significativo da razão sexual esperada nos dois experimentos onde foi criada e que as demais espécies onde a razão sexual foi diferente do esperado restringiram-se ao máximo de um experimento (Tabela 04)

TABELA 04 Razão sexual obtida a partir de exemplares de Díptera que se criaram em carcaças de ratos durante Janeiro, fevereiro e Março de 1999 em Curitiba, Paraná As probabilidades são relacionadas com a hipótese nula (H_0) de igualdade entre a relação machos/fêmeas NS implica em aceitação de H_0

	EXP. I	EXP. II	EXP. III
CALLIPHORIDAE			
<i>Chrysomya albiceps</i>	NS	$\chi^2=5,98$, 1GL, $P<0,01$	NS
<i>Chrysomya megacephala</i>	NS	-	-
<i>Lucilia eximia</i>	NS	NS	NS
<i>Lucilia sericata</i>	NS	-	NS
<i>Paralucilia xanthogeneiatae</i>	-	-	NS
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	$\chi^2=38,76$, 1GL, $P<0,001$	-	$\chi^2=4,45$, 1GL, $P<0,03$
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	NS	-	NS
MUSCIDAE			
<i>Ophyra aenescens</i>	NS	-	-
<i>Ophyra chalcogaster</i>	NS	-	-
<i>Sarcopromusca pruna</i>	$\chi^2=13,5$, 1GL, $P<0,001$	-	-
FANNIIDAE			
<i>Fannia femoralis</i>	-	NS	-
<i>Fannia pusio</i>	NS	-	-
ANTHOMYIIDAE			
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	-	NS	-
SARCOPIHAGIDAE			
<i>Helicobia aurescens</i>	-	-	-
<i>Townsendmyia halli</i>	NS	$\chi^2=3,84$, 1GL, $P<0,05$	NS
<i>Sarcodexia lambens</i>	NS	NS	-
<i>Pattonela resona</i>	NS	-	-
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	$\chi^2=9$, 1GL, $P<0,002$	-	NS
SPHAEROCERIDAE			
<i>Coproica</i> sp	NS	-	-
<i>Leptocera</i> sp	NS	-	-
PIOPHILIDAE			
<i>Prophilidae</i>	NS	-	-

O tempo médio de desenvolvimento das espécies é apresentado na Tabela 05. Comparando-se os resultados obtêm-se uma relação significativa da variação do tempo de desenvolvimento entre as espécies ($KW_{9,81} = 29,93$, $P < 0,001$), sendo possível identificar graficamente três grupos de espécies (Fig 5). Um primeiro grupo com desenvolvimento próximo aos 12 dias composto por *Chrysomya albiceps*, *C. megacephala* e *Hemilucilia semidiaphana*, um segundo, com desenvolvimento acima dos 24 dias, formado por *Townsendmyia halli*, *Pattonela resona* e *Craspedochaeta fluminensis* e um último grupo, formado pelas demais espécies que apresentaram desenvolvimento médio entre 14 e 24 dias.

Ao analisar-se a relação entre o logaritmo da abundância e os períodos de desenvolvimento observa-se que em média às espécies mais abundantes possuem tempo de desenvolvimento maior (Fig 06a,b) e que esta relação inverte-se ao utilizarmos o tempo mínimo de desenvolvimento.

Tabela 05 Tempo médio e mínimo entre a dispersão para o substrato de pupariação e a emergência do adulto nas espécies de Diptera criadas em carcaças de ratos durante Janeiro, fevereiro e Março de 1999 em Curitiba, Paraná

	Média ± dp	Mínimo
CALLIPHORIDAE		
<i>Chrysomya albiceps</i>	11 ± 1,97	9
<i>Chrysomya megacephala</i>	12	12
<i>Lucilia eximia</i>	21,5 ± 4,64	14
<i>Lucilia sericata</i>	24,21 ± 1,33	21
<i>Paralucilia xanthogeneiatae</i>	15,5 ± 2,64	13
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	19,4 ± 3,2	17
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	11,5 ± 0,57	11
MUSCIDAE		
<i>Ophyra aenescens</i>	21,57 ± 4,36	16
<i>Ophyra chalcogaster</i>	22,3 ± 1,15	21
<i>Sarcopromusca pruna</i>	20 ± 8,48	14
FANNIIDAE		
<i>Fannia femoralis</i>	19,7 ± 2,68	13
<i>Fannia pusio</i>	17	17
ANTHOMYIIDAE		
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	31,33 ± 2,42	28
SARCOPHAGIDAE		
<i>Helicobia aurescens</i>	18	18
<i>Townsendmyia halli</i>	24,62 ± 1,59	22
<i>Sarcodexia lambens</i>	16 ± 3,6	13
<i>Pattonela resona</i>	25,6 ± 0,54	25
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	19 ± 4,69	14
SPHAEROCERIDAE		
<i>Coproica</i> sp	16,67 ± 1,03	15
<i>Leptocera</i> sp	14	14
PIOPHILIDAE		
<i>Piophilidae</i>	21,33 ± 2,08	19

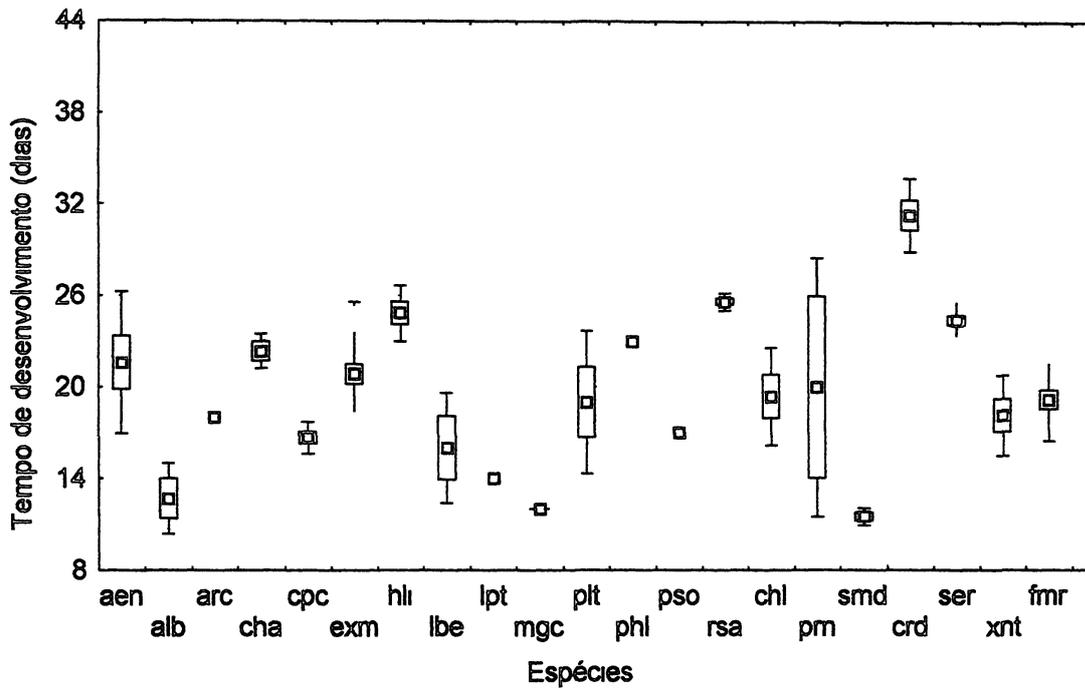


Figura 05 Tempo medio de desenvolvimento decorrido entre a dispersão do substrato e a emergência dos adultos para as espécies necrófagas do campus da Universidade Federal do Parana Acrônimos *Ophyra aenescens* (aen), *Chrysomya albiceps* (alb), *Helicobia aurescens* (arc), *Ophyra chalcogaster* (cha), *Coproica* sp (cpc), *Lucilia eximia* (exm), *Towsendmyia halli* (hli), *Sarcodexia lambens* (lbe), *Leptocera* sp (lpt), *Chrysomya megacephala* (mgc), *Oxysarcodexia paulistanensis* (plt), *Prophilidae* (phi), *Fannia pusio* (pso), *Pattonela resona* (rsa), *Sarconesia chlorogaster* (chl), *Sarcopromusca prima* (prm), *Hemilucilia semidiaphana* (smd), *Craspedochaeta fluminensis* (crd), *Lucilia sericata* (ser), *Paralucilia xanthogeneiates* (xnt), *Fannia femoralis* (fmr)

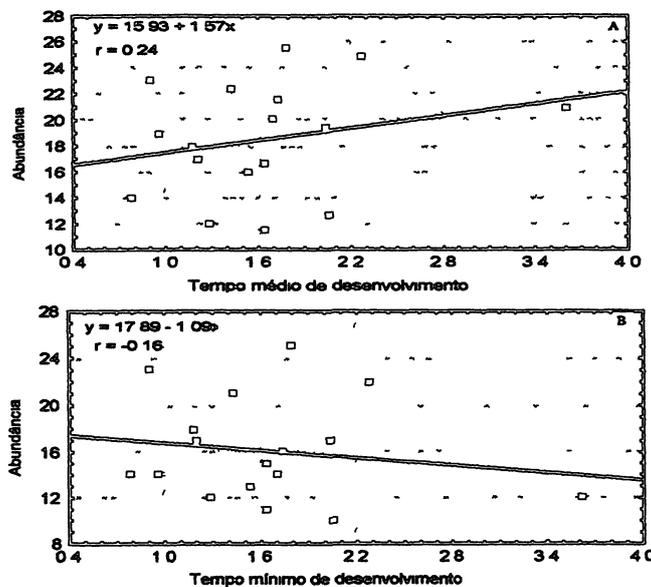


Figura 06 Relação entre a abundância e o tempo médio de desenvolvimento (A) e entre a abundância e o tempo de desenvolvimento mínimo (B) das espécies mais abundantes de Díptera criadas em carcaças de ratos

Abundância e composição de espécies em relação ao tamanho da carcaça

O tamanho da carcaça (Tabela 6) afetou significativamente a abundância das espécies ($KW_{4,94} = 43,71$, $P < 0,001$) sendo possível diferenciar graficamente dois grupos de carcaças (Fig 7) formados respectivamente pelas classes A + B e C + D + E. Além de possuir efeito sobre o número de indivíduos, o tamanho da carcaça também afetou o número de espécies presentes ($KW_{4,94} = 17,11$, $P = 0,001$), sendo que nas carcaças com peso superior a 100 gramas houve maior riqueza (Tabela 6)

Tabela 06, Número de indivíduos criados em cada classe de peso e número médio de espécies presentes no sistema. As classes de peso são Classe A (> 50g), Classe B (50 – 100g), Classe C (100-150g), Classe D (150-200g) e Classe E (> 200g)

Classe de tamanho	N	Número máximo	Média	Número médio de espécies
A	46	146	$48,85 \pm 28,57$	2,08
B	30	562	$136,65 \pm 145,36$	1,6
C	2	385	$341 \pm 62,22$	2,5
D	4	1753	$838,75 \pm 681,17$	2,5
E	12	888	$483,5 \pm 242,11$	2,5

O número de insetos que emergiu mostrou uma relação positiva significativa com o peso da carcaça (Fig 8a), ao passo que a densidade destes mesmos indivíduos mostraram indícios de relação negativa, a qual não foi significativa (Fig 8b)

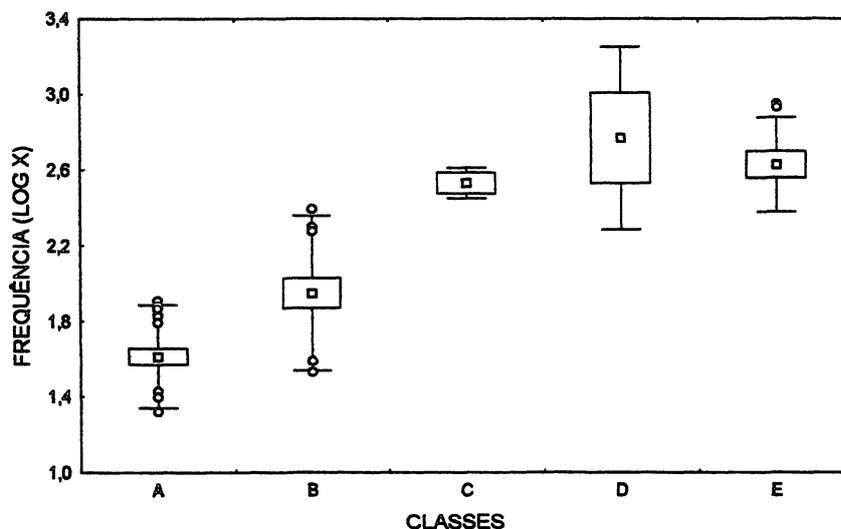


Figura 07 Número medio de indivíduos criados em classe de peso Média, erro amostral da média, desvio padrão e extremos

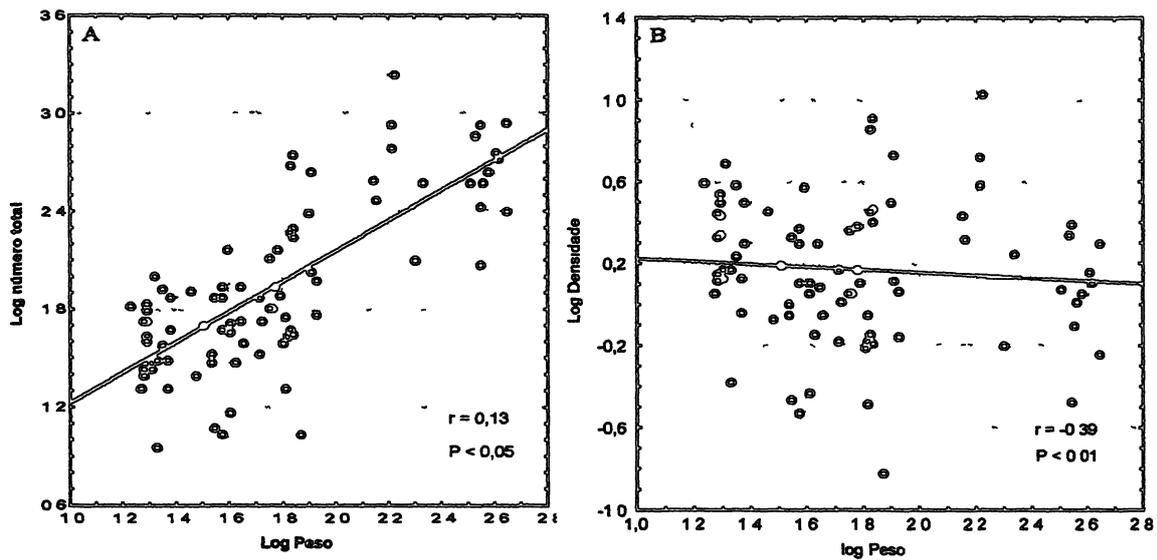


Figura 08 Relação entre o peso da carcaça e a abundância de indivíduos das espécies necrófagas criados (A) e relação entre o peso da carcaça e a densidade das espécies necrófagas criadas (B)

O grau de especialização da fauna necrófaga foi muito disperso dentro dos limites do índice, existindouma concentração de nove espécies com valor zero (Fig 09) Estas espécies criaram-se em apenas uma classe de tamanho de carcaça, possuindo assim o valor mínimo para o índice de especialização Com relação às demais espécies, aquelas que obtiveram valores entre 0,30 e 0,50 utilizaram, como substrato de desenvolvimento, carcaças de duas classes de tamanho Já, as especies com valores superiores a 0,50 se criaram em mais de três classes de tamanho de carcaças (Tabela 07)

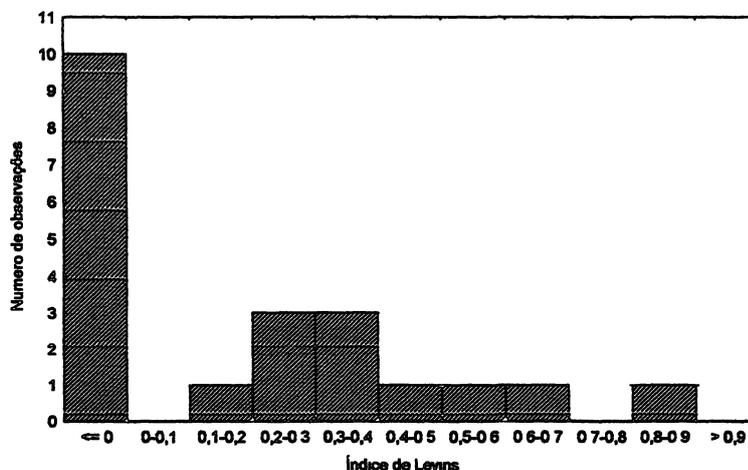


Figura 09 Distribuição dos valores do índice de especialização do nicho de Levins, para as espécies necrófagas, com relação A utilização de carcaças de pesos diferentes

Tabela 07 Valores do índice de especialização de Levins estandardizado (B_a) e o número de recursos utilizados (NRU) pelas espécies necrófagas no campus da Universidade Federal do Paraná

	B_a	NRU
CALLIPHORIDAE		
<i>Chrysomya albiceps</i>	0,63	5
<i>Chrysomya megacephala</i>	0	1
<i>Lucilia eximia</i>	0,87	5
<i>Lucilia sericata</i>	0,31	3
<i>Paralucilia xanthogeneiates</i>	0	1
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	0,33	3
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	0,51	3
MUSCIDAE		
<i>Ophyra aenescens</i>	0,30	2
<i>Ophyra chalcogaster</i>	0	1
<i>Sarcopromusca pruna</i>	0	1
FANNIIDAE		
<i>Fannia femoralis</i>	0	1
<i>Fannia pusio</i>	0	1
ANTHOMYIIDAE		
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	0,20	2
SARCOPHAGIDAE		
<i>Helicobia aurescens</i>	0	1
<i>Towsendmyia halli</i>	0,50	4
<i>Sarcodexia lambens</i>	0,31	2
<i>Pattonela resona</i>	0	1
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	0,22	2
SPLAEROCERIDAE		
<i>Coproica</i> sp	0	1
<i>Leptocera</i> sp	0,29	2
PROPHILIDAE		
<i>Prophilidae</i>	0	1

Com relação a análise de sobreposição de nicho, levando-se em consideração a abundância das espécies em cada recurso, observou-se a maioria dos valores do índice superiores a 50% de sobreposição, sendo que o valor médio é de 37%. O resultado das simulações (Tabela 08), indica que valores iguais ou superiores a média observada possuem pouca probabilidade de resultarem de um processo de interação aleatória. Da mesma maneira, a variância observada é estatisticamente diferente da variância gerada pelo modelo, resultando em padrões de variação também, não aleatórios.

Tabela 08 Estatísticas descritivas das simulações de aleatorização da distribuição do número de indivíduos de espécies necrófagas do campus da Universidade Federal do Paraná

Média			Variância		
Observada	Simulada	Probabilidade	Observada	Simulada	Probabilidade
0,38	0,24	$P < 0,001$	0,067	0,053	$P = 0,001$

DISCUSSÃO

Os padrões de estrutura da comunidade observados neste trabalho são similares com os encontrados em trabalhos anteriores (Hanski, 1976, Beaver, 1977, Braack, 1987) onde nota-se claramente a dominância de 2 ou 3 espécies no sistema

A captura dos adultos indicou a dominância de três espécies *Lucilia eximia*, *Oxysarcodexia paulistanensis* e *Chrysomya albiceps*. A maior parte dos estudos com fauna necrófaga, utilizando armadilhas similares, obtêm duas ou três espécies mais abundantes. Esta composição possui um fator geográfico importante, embora as espécies de Sarcophagidae normalmente possuam frequências bem inferiores às demais (Hanski, 1976, Ferreira, 1978, Mendes & Linhares, 1993, Paraluppi & Linhares, 1995, Souza & Linhares, 1997)

Com relação ao desenvolvimento ovariano, a maioria das espécies foi mais frequentes nas fases vitelogênese e madura, fato que tem sido observado também em outros trabalhos (Mendes & Linhares, 1993, Paraluppi & Linhares, 1995, Carvalho, 1996, Souza & Linhares, 1997). A variação nas frequências de ocorrência entre as diferentes espécies e as fases de desenvolvimento ovariano pode estar relacionada com as mudanças fisiológicas associadas com a maturação ovariana. Em *Lucilia sericata* e *Cochlyomyia hominivorax* existe uma relação entre locomoção e desenvolvimento ovariano, sendo que as fases mais móveis são a vitelogênica e a madura (Adams et al., 1979, Ashworth & Wall, 1995). Do mesmo modo, outras espécies podem responder de forma similar aos mesmos estímulos.

Outro fator importante pode ser a subdivisão do recurso, ou mais explicitamente a presença de várias carcaças, que associadas com a direção e velocidade do vento, podem levar a uma diluição da captura dos adultos nas armadilhas. Embora possam ocorrer distorções, todas as espécies que se criaram apresentaram fêmeas nas fases madura e de oviposição recente (Tabela 02, página 14)

Apenas *Lucilia eximia* apresentou uma interação significativa entre experimento e fases do desenvolvimento ovariano, o que poderia indicar uma mudança nas frações etárias desta população entre os experimentos (Vogt & Morton, 1992) ou ainda, uma presença de outras fontes alimentares paralelas durante os experimentos.

A riqueza de espécies que se criaram nas carcaças é superior ao número registrado por Moura et al. (1997) na mesma área e também superior ao encontrado por Monteiro-Filho & Penereiro (1987), Carvalho (1996) e Souza & Linhares (1997). De

uma maneira geral o número de carcaças utilizadas por estes autores (uma ou duas) e seu tamanho (ratos de 250g e leitões de 10Kg) diminuem a possibilidade de mais espécies entrarem no sistema, deixando apenas as espécies “competitivamente” superiores se criarem (capítulo 02)

Embora em alguns casos a razão sexual fosse diferente do esperado (Tabela 04, página 17) apenas para *Sarconesia chlorogaster* isto ocorreu nos dois experimentos em que foi criada. Em criações de laboratório não houve diferenças entre a razão sexual esperada e obtida (Bonatto, 1996). Mas para *S. chlorogaster* existe uma tendência em que a mortalidade na fase larval influencia mais na expectativa de vida das fêmeas do que na dos machos (Moura & Bonatto, 1999). Sendo assim, caso esta característica seja adaptativa, seria esperado que em condições de estresse fisiológico possa ocorrer uma tendência a mortalidade menor nas fêmeas.

De uma maneira similar fêmeas de *L. sericata* mostram maior plasticidade no tamanho do que machos, como decorrência de competição interespecífica (Smith & Wall, 1997).

Hanski & Kuusela (1980) formularam uma hipótese sobre a relação desenvolvimento/abundância. Em comunidades necrófagas as espécies com desenvolvimento mais rápido excluíam espécies com desenvolvimento mais lento, o que levaria a uma relação negativa entre abundância e tempo de desenvolvimento (Kuusela & Hanski, 1982). Neste estudo, ocorreu uma relação positiva entre a abundância e o tempo de desenvolvimento o que é contrário as predições de Hanski & Kuusela *op. cit.* Tais relações foram extremamente influenciadas pela grande variação de abundância de *Lucilia eximia*, o que indica que o tempo de desenvolvimento pode estar correlacionado de outra forma com a abundância.

Ocorreu neste estudo uma relação positiva entre o tamanho da carcaça e a abundância. Tais relações foram encontradas também por outros autores (Denno & Cothran, 1975, Kuusela & Hanski, 1982, Kneidel, 1984, Braack, 1987) implicando que carcaças maiores tendem a permitir o desenvolvimento de um maior número de indivíduos. Seja por permanecerem por mais tempo disponíveis para colonização ou por apresentarem maior área para colonização.

A teoria da competição, como estruturadora de comunidades, estabelece que a redução na sobreposição dos nichos pode ocorrer através da especialização ou da diferenciação na escolha dos recursos ou de partes do recurso (Pianka, 1996). Na comunidade necrófaga do campus da UFPR os valores do índice de especialização

indicam que a maior parte das espécies utilizam mais de uma classe de tamanho. As espécies que foram consideradas especialistas pelo índice, são aquelas que ocorrem em apenas uma classe de recurso, que com exceção de *Chrysomya megacephala*, são todas ocorrentes nas carcaças de tamanho menor. O grupo dos generalistas inclui as espécies mais abundantes as quais, sobrepõem-se muito com as outras espécies.

A utilização de recursos das classes de tamanho menor pode não ser uma especialização ao tamanho da carcaça e sim a utilização de recursos que formariam refúgios sem a presença de competidores, como proposto no modelo da agregação (Schorrocks et al., 1979, capítulo 02 desta tese). As análises de especialização tornam-se difíceis de interpretação na medida em que não existem valores esperados a partir da teoria.

Os valores de sobreposição de nicho, determinados para a comunidade necrófaga da Universidade Federal do Paraná, apresentam-se significativamente diferentes do que se esperaria de uma distribuição aleatória destes mesmos valores. A diferença significativa da variância observada com a variância predita pelo modelo nulo pode ter ocorrido pela agregação de espécies com sobreposição maior nos sítios de oviposição.

CONCLUSÃO

A estrutura da comunidade estudada não difere de outras previamente descritas, demonstrando uma constância em sua organização.

Embora a taxa média de sobreposição seja relativamente baixa (37%), as sobreposições entre os pares de espécies são estatisticamente diferentes daquelas encontradas em uma distribuição aleatória das espécies nas classes de recurso. Da mesma maneira, a especialização relativa às classes de tamanho, é baixa.

Assim, este sistema comporta-se diferentemente do esperado de uma comunidade estruturada por competição interespecífica, implicando que a competição interespecífica não é o principal mecanismo de manutenção de diversidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, T. S., G. G. Holt & W. D. Sundet. 1979. Physical and physiological effects on the response of female screwworms, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae), to carrion odors in an olfactometer. *Journal of Medical Entomology* 15: 124-131.

- Ashworth, J R & R Wall 1995 Effects of ovarian development and protein deprivation on the activity and locomotor responses of the blowfly, *Lucilia sericata*, to live odour *Physiological Entomology* 20 281-285
- Avancini, R M P & A P Prado 1986 Oogenesis in *Chrysomya putoria* *International Journal of Insect Morphology & Embriology* 15 375-384
- Beaver, R A 1973 The effects of larval competition on puparial size in *Sarcophaga* spp (Diptera Sarcophagidae) breeding in dead snails *Journal of Entomology* 48 1-9
- Beaver, R A 1977 Non-Equilibrium 'Island' Communities Diptera breeding in dead snails *Journal of Animal Ecology* 46 783-798
- Bonato, S R 1996 Ciclo de vida de *Sarconesia chlorogaster* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae, Toxotarsinae), criada sob condições de laboratório em dieta artificial *Revista brasileira de Zoologia* 13 685-706
- Braack, L E O 1987 Community dynamics of carrion attendant arthropods in tropical african woodland *Oecologia (Berlin)* 72 402-409
- Carvalho, L M L 1996 *Sucessão e ecologia de populações de insetos associadas à decomposição de carcaças de suínos expostas em ambiente natural de mata mesófila semidecídua, Campinas, SP* Tese de Mestrado UNICAMP (Campinas)
- Catts, E P & M L Goff 1992 Forensic entomology in criminal investigations *Annual Review of Entomology* 37 253-272
- Denno, R F & W R Cothran 1975 Niche relationships of a guild of necrophagous flies *Annals of Entomological Society of America* 68 741-754
- Denno, R F & W R Cothran, 1976 Competitive interactions and ecological strategies of sarcophagid and calliphorid flies inhabiting rabbit carrion *Annals of Entomological Society of America* 69 109-113
- Ferreira, M J M 1978 Sinantropia de dípteros muscoides em Curitiba, Paraná I Calliphoridae *Revista brasileira de Biologia* 38 445-454
- Gotelli, N J and G L Entsminger 2000 *EcoSim Null models software for ecology* Version 5.0 Acquired Intelligence Inc & Kesey-Bear
- Hanski, I 1976 Breeding experiments with carrion flies (DIPTERA) in natural conditions *Annals of Entomology Fennici* 42 113-121
- Hanski, I 1987 Carrion fly community dynamics patchiness, seasonality and coexistence *Ecological entomology* 12 257-266
- Hanski, I & S Kuusela. 1977 An experiment on competition and diversity in the carrion fly community *Annals of Entomology Fennici* 43 108-115
- Hanski, I & S Kuusela 1980 The structure of carrion fly communities differences in breeding seasons *Annals of Zoology Fennici* 17 185-190

- Kneidel, K A 1983 Fugitive species and priority during colonization in carrion breeding Diptera communities *Ecological Entomology* 8 163-169
- Kneidel, K A 1984 Influence of carcass taxon and size on species composition of carrion breeding Diptera *American Midland Naturalist* 111 57-63
- Krebs, C J 1989 *Ecological Methodology* Harper & Row, Publishers, N Y
- Kuusela, S & I Hanski 1982 The structure of carrion fly communities the size and the type of carrion *Holarctic Ecology* 5 337-348
- Lawlor, L R 1980 Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities *The American Naturalist* 116 394-408
- Monteiro-Filho, E L A & J L Penereiro 1987 Estudo de decomposição e sucessão sobre uma carcaça animal numa área do Estado de São Paulo, Brasil *Revista brasileira de Biologia* 47:289-295
- Moura, M O & S R Bonatto, 1999 Análise de sobrevivência e estimativa de entropia para *Sarcomesia chlorogaster* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae) *Revista brasileira de Zoologia* 16 221 -226
- Moura, M O , C J B de Carvalho & E L A Monteiro-Filho 1997 A preliminary analysis of insects of Médico-Legal importance in Curitiba, state of Paraná *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 92 269-274
- Mendes, J & A X Linhares 1993 Atratividade por iscas e estágios de desenvolvimento ovariano em várias espécies sinantrópicas de Calliphoridae (Diptera) *Revista brasileira de Entomologia* 37 157-166
- Paraluppi, N D & A X Linhares 1995 Calliphoridae (Diptera) em Manaus III Atratividade seletiva das iscas em relação às fases do desenvolvimento ovariano em três espécies de *Chrysomya* Robineau-Desvoidy *Revista brasileira de Entomologia* 39 121-124
- Pianka, E R 1996 *Evolutionary ecology* 5ª ed Harper & Collins, New York
- Potvin, C & D Roff 1993 Distribution-free and robust statistical methods viable alternatives to parametric statistics? *Ecology* 74 1617-1628
- Schoener, T W 1974 Resource partitioning in ecological communities *Science* 185 27-39
- Schoenly, K and W Reid, 1987 Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages discrete series or a continuum of change? *Oecologia* 73 192-202
- Shorrocks, B , J Rosewell, and K Edwards 1984 Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities *Nature* 310 310-312
- Schorrocks, B , W Atkinson & P Charlesworth 1979 Competition on a divided and ephemeral resource *Journal of Animal Ecology* 48 899-908
- Smith, K E & R Wall 1997 Asymmetric competition between larvae of the blowflies *Calliphora vicina* and *Lucilia sericata* in carrion *Ecological entomology* 22 468 - 474

-
- Souza, A M and A X Linhares 1997 Diptera and Coleoptera of potential forensic importance in Southeastern Brazil relative abundance and seasonality *Medical and Veterinary Entomology* 11 8-12
- Statsoft, Inc 1996 STATISTICA for windows, Computer program manual Versão 5.1 Tulsa, USA
- Velloso, H P, A L R Rangel F° & J A C Lima 1991 *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal* IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais Rio de Janeiro
- Vogt, W G & R Morton 1992 Estimation of population size and survival of sheep blowfly, *Lucilia cuprina*, in the field from serial releases of marked flies affected by weather, dispersal and age-dependent trapability *Researches on Population Ecology* 33 141-163
- Zahr, J H 1984 *Biostatistical Analysis*, 2nd Edition Prentice-Hall International Editions

ANEXOS

Anexo 01 Posição das gaiolas dentro do “grid” em cada experimento

GAIOLA	Posição		
	Exp I	Exp II	Exp III
1	B9	E3	H7
2	I5	F8	D9
3	B8	D6	G1
4	F5	C9	I6
5	D4	I4	H5
6	I3	E2	D5
7	C1	C2	I5
8	E7	D8	B10
L1	G3	G2	E1
L2	I1	F3	B6
L3	F6	A5	D3
L4	E1	G4	J9
L5	G1	A1	C1
L6	D5	E9	I1
L7	E4	B4	C5
L8	B4	H8	C2
L9	F2	A4	B1
L10	D3	C8	C10

CAPÍTULO II

AGREGAÇÃO E COEXISTÊNCIA EM UMA COMUNIDADE NECRÓFAGA

AGREGAÇÃO E COEXISTÊNCIA EM UMA COMUNIDADE NECRÓFAGA

INTRODUÇÃO

As teorias de estruturação de comunidade e grande parte da teoria da seleção natural foram baseadas na premissa de que a competição interespecífica seria o principal evento tanto de reunião quanto de manutenção das comunidades.

O conceito clássico de coexistência implica em uma diversificação entre alguns eixos que compõem o nicho das espécies, diversificação esta fenotípica ou genotípica. Tal diversificação, vista como produto da seleção natural, serviria então para reduzir a sobreposição (competição) entre duas ou mais espécies permitindo assim, sua coexistência em equilíbrio através de sua especialização (Schoener, 1974, Connell, 1983)

Baseados em observações contrárias a estas premissas, alguns pesquisadores lançaram hipóteses alternativas sobre mecanismos, outros que não a competição, que poderiam ser responsáveis pela estruturação das comunidades. A maior parte destes estudos desligou-se das idéias biologicamente não realistas de um ambiente homogêneo e de uma capacidade suporte constante

Como modelos teóricos alternativos foram considerados principalmente a predação (parasitóides) e a variabilidade ambiental. Caso a predação seja freqüente e atinja principalmente a espécie mais abundante, seu tamanho populacional seria reduzido e seu efeito sobre qualquer competidor inferior minimizado (Paine, 1966).

Por outro lado, a variabilidade ambiental atuaria sobre características demográficas, fisiológicas e comportamentais das populações tais como: taxas de natalidade, sobrevivência e características de dispersão. Como diferentes espécies possuem diferentes respostas a estas variações, um ponto de equilíbrio não ocorreria e as populações estariam abaixo de suas capacidades suporte não sofrendo, desta forma, ação da competição (Wiens, 1977; Chesson & Huntly, 1988).

Uma outra forma de visualizar a coexistência entre as espécies na ausência de separação de nichos foi proposta por Shorrocks *et al.* (1979). Neste modelo, os autores propõem que para ambientes efêmeros, desde que houvesse agregação intraespecífica dos componentes do sistema, a exclusão competitiva tornar-se-ia impossível.

De uma maneira geral, a variação espacial e temporal das espécies bem como suas respostas às flutuações ambientais nos levam a uma complexidade estrutural não encontrada nos primeiros modelos. Desta forma, o conhecimento da importância destas características em diferentes comunidades pode levar à compreensão dos fatores que determinam a reunião das comunidades e de sua manutenção.

Assim, o objetivo deste capítulo compreende a verificação das premissas do modelo de agregação procurando determinar a sua aplicabilidade em outros sistemas efêmeros, como postulado por Atkinson & Shorrocks (1981).

O MODELO DA AGREGAÇÃO

Shorrocks et al. (1979) propuseram um modelo de coexistência para ambientes efêmeros. Neste modelo ocorreria a agregação do competidor superior sobre um ambiente específico (carcaça, frutos, etc.), o que levaria este grupo a competir com indivíduos da sua espécie (coespecíficos) e com heteroespecíficos que ocorram no mesmo ambiente. Já que a distribuição dos competidores é agregada, suas densidades variam e deverão, desta forma, ocorrer ambientes onde esta espécie estará ausente ou em baixas densidades formando assim, refúgios probabilísticos para os competidores inferiores.

Os ambientes efêmeros são ambientes utilizados por uma ou, no máximo duas gerações. Além desta característica, estes ambientes são também temporalmente variáveis (irregulares). Como o ambiente (carcaças, frutos, fungos) é delimitado, os estágios larvais das espécies estão confinados a uma área específica. É nesta fase que ocorre a competição. Caso a agregação intraespecífica seja superior a interespecífica a coexistência será facilitada (Hanski, 1981; Ives, 1988a,b; Sevenster, 1996).

Descrição do modelo

Em seu trabalho inicial, Shorrocks et al. (1979) utilizaram-se da equação clássica de Lotka-Volterra adicionando ao parâmetro α um novo parâmetro denominado θ . Este parâmetro foi adicionado como uma variável que descreveria a porcentagem de sobreposição das populações competidoras ficando a equação.

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \theta_{12} \alpha_{12} N_2}{K_1} \right)$$

onde N_i é a densidade da espécie i , r_i é a taxa de crescimento da espécie i , α_j é o coeficiente de competição, θ_j é a sobreposição de áreas e K_i é a capacidade suporte do ambiente.

Os resultados das análises do modelo levaram à conclusão de que a coexistência seria possível desde que a sobreposição fosse menor do que um ($\theta < 1$).

No segundo trabalho sobre o modelo proposto, Atkinson & Shorrocks (1981) apresentaram uma simulação que examinava os efeitos da variação do tamanho do ambiente e os efeitos de diferentes níveis de agregação no resultado da competição entre duas espécies. Nesta simulação, os ovos de duas espécies que utilizam recursos efêmeros foram distribuídos entre os ambientes de acordo com a distribuição binomial negativa que é representada pela seguinte expressão geral:

$$P_x = \left[\frac{\Gamma(K+x)}{x! \Gamma(K)} \right] \left(\frac{\mu}{\mu+K} \right)^x \left(\frac{K}{K+\mu} \right)^K$$

sendo que: P_x é a probabilidade de oviposição de x ovos da espécie 1 ou 2 em determinada área; Γ é uma função gamma; K é o expoente binomial negativo (menor K maior agregação) e μ a média da distribuição.

Para determinar a competição intraespecífica dentro de cada recurso e, para cada probabilidade de ocorrência destas espécies foram utilizadas as equações de Hassel & Comins (1976):

$$n_i(t+1) = \lambda_i n_i(t) \left[1 + \alpha_i (n_1(t) + \alpha_{1,2} n_2(t)) \right]^{-b_i}$$

sendo que λ é o número de ovos, $n(t)$ representa o número de ovos de cada espécie depositado em um recurso, $n(t+1)$ é o número de ovos produzidos pelos adultos que emergiram de determinado recurso, α (e β em uma equação análoga) representam os coeficientes de competição; a e b são constantes.

Já que os objetivos desta simulação foram testar o efeito do número de recursos e o efeito da agregação, Atkinson & Shorrocks (1981) escolheram valores para os parâmetros de tal forma que se o ambiente fosse homogêneo o competidor inferior seria eliminado rapidamente. Os resultados demonstraram que dividindo o recurso em partes (e desta forma diminuindo seu tamanho) aumenta-se a coexistência. Um ponto importante, é de que a coexistência só seria estável quando cada recurso suportasse apenas um número máximo de três larvas, o que é uma característica dificilmente encontrada no campo. Ao contrário da divisão de recurso, a agregação do competidor superior promoveria coexistência sem diminuir a capacidade suporte dos ambientes desde que k fosse menor do que 1 (um) (Atkinson & Shorrocks, 1981).

Embora a distribuição binomial negativa ajuste-se bem à amostras discretas, o parâmetro k é densidade dependente (Taylor et al, 1978) e pode assumir valores biologicamente não realistas (Taylor *op. cit.*). Desta forma, foi incorporada ao modelo da agregação a função de Taylor (Taylor's power law) que relaciona a densidade média (m) com a variância (V) da distribuição sobre os recursos da seguinte maneira:

$$V = am^b$$

Hanski (1981) utilizou-se desta relação para descrever o efeito da heterogeneidade espacial em equações do tipo Lotka-Volterra, obtendo resultados similares aos de Shorrocks et al. (1979). Especificamente, Hanski (*op. cit.*) concluiu que a coexistência regional seria possível mesmo na ausência de coexistência local, devido à possibilidade da variação na densidade entre os recursos diminuir seu equilíbrio regional (metapopulação) abaixo do equilíbrio local.

Após os resultados de Atkinson & Shorrocks (1981) e Hanski (1981), ficou evidenciado teoricamente o efeito da agregação sobre a coexistência de espécies em um ambiente efêmero. A partir desta evidência teórica, Atkinson & Shorrocks (1984) procuraram evidências de agregação em comunidades, além de buscar uma explicação biológica para a agregação das fêmeas. Estes autores ao analisarem 12 bases de dados, coletadas na Austrália, encontram que entre 34 amostras, 29 apresentavam valores de k menores que 1 (um), o que os levou a conclusão de que as espécies componentes destas comunidades eram muito agregadas. Uma outra premissa do modelo (Atkinson &

Shorrocks, 1981) é de que não existe associação entre as espécies. Atkinson & Shorrocks (1984) encontraram vários valores de um coeficiente de associação (Coeficiente de concordância de Kendall – W) marginalmente significativos. Para estes autores, esta variação não seria suficiente para afetar as predições do modelo. Uma das questões também levantadas neste trabalho (Atkinson & Shorrocks, 1984), procurou determinar qual seria o mecanismo gerador da agregação das fêmeas sobre os ambientes. Como a distribuição binomial negativa pode ser gerada de diferentes formas, Atkinson & Shorrocks *op. cit.* estudaram três possíveis mecanismos geradores: uma distribuição verdadeiramente agregada, uma distribuição heterogênea de Poisson e uma distribuição composta entre as distribuições de Poisson e logarítmica.

Destes três mecanismos, Atkinson & Shorrocks (1984) sugeriram que a agregação poderia ser devido a uma distribuição composta por visitas de fêmeas feitas ao acaso (ajustadas por uma distribuição de Poisson) e oviposições feitas em grupo (distribuídos logaritmicamente).

Uma versão analítica do modelo foi proposta por Ives & May (1985). Estes autores, derivaram condições globais de coexistência baseados nas dinâmicas locais (em cada ambiente) além de simularem competições por exploração (*scramble*) e por interferência (*contest*). Em seus resultados, Ives & May *op. cit.* reconheceram que as conclusões de Atkinson & Shorrocks (1981) eram muito robustas, independentemente do mecanismo de competição incluído (“*scramble*” ou “*contest*”) ou do processo que leva a formação da agregação.

As análises do modelo de agregação foram sempre realizadas entre duas espécies – um competidor superior e um competidor inferior - mas na natureza as espécies dificilmente competem em pares formando, na verdade, arranjos multiespecíficos. Levando em consideração tais características, Shorrocks & Rosewell (1986) construíram um modelo de simulação que geraria predições sobre o número de espécies que poderiam coexistir utilizando-se de recursos efêmeros, sem que houvesse qualquer forma de partilha.

Nesta simulação, espécies adicionais foram acrescentadas sucessivamente ao sistema inicial composto de duas espécies. Sendo assim, as próximas espécies acrescentadas competiriam com uma “super-espécie” cujos valores de k (parâmetro de agregação) seriam a soma dos valores das espécies residentes e, o valor de α (parâmetro de competição) seria

o maior valor entre as espécies já presentes no sistema. Desta forma, a espécie seguinte a tentar a invasão no sistema competiria com um arranjo de parâmetros retirados da combinação dos valores das espécies anteriormente presentes no sistema.

Os resultados encontrados por Shorrocks & Rosewell (1986) para o tamanho da guilda foram próximos, mas inferiores aos valores compilados da literatura. A principal conclusão obtida foi a de que um arranjo de seis espécies (valor modal encontrado pelo modelo) poderiam coexistir sem nenhum tipo de partilha.

Todos os trabalhos sobre o modelo de agregação utilizavam-se da premissa de que as espécies possuiriam distribuições independentes, ou seja, de que a covariância entre as duas espécies deveria ser zero Ives (1988a) estudou a relação entre as distribuições das duas espécies e sua consequência na dinâmica destas populações. Seus resultados indicaram que a coexistência seria sempre facilitada desde que a agregação intraespecífica fosse maior do que a interespecífica mesmo que existisse uma alta covariância entre as duas espécies.

Ives (1988b) derivou medidas de agregação intraespecífica e interespecífica, facilitando desta forma a análise dos dados provenientes do campo. Suas derivações são baseadas no índice de agregação média (Lloyd, 1967) e determinam qual seria o aumento, em média, do número de competidores da mesma espécie relativo a uma distribuição aleatória destes mesmos indivíduos. Este índice, denominado J é expresso da seguinte maneira.

$$J_1 = \frac{\sum_i \left(\frac{n_{1i}(n_{1i}-1)}{Nm_1} \right) - m_1}{m_1} = \frac{v_1 - 1}{m_1}$$

onde: n_{1i} representa o número de indivíduos da espécie 1 presentes no ambiente i e m_x e v_x a média e a variância destes indivíduos e N o número de ambientes disponíveis para a oviposição

Da mesma maneira Ives (1988b) derivou um índice para determinar a agregação entre espécies denominado de C ,

$$C_{1,2} = \frac{\sum_i \left(\frac{n_1 n_2}{Nm_1} \right) - m_2}{m_2} = \frac{Cov_{1,2}}{m_1 m_2}$$

onde: n_x representa o número de indivíduos da espécie x presente no ambiente i e m_x e v_x a média e a variância destes indivíduos, N o número de ambientes disponíveis para a oviposição e Cov a covariância entre as duas espécies.

As análises de Ives (1988b) determinaram que quando $C > 0$ existe agregação entre as espécies e quando $C < 0$ existe segregação.

Um das premissas mais importantes do modelo da agregação é a de que um competidor inferior poderia invadir um sistema apenas quando o competidor superior estivesse distribuído de forma agregada. Com relação a esta premissa, Rosewell et al. (1990) estudaram a presença e a variação da agregação em 360 bases de dados. Neste estudo, a maior parte das espécies presentes (322) mostraram-se agregadas, sendo a maior parte dos valores de k menores do que um. Embora, a maior parte das espécies estivessem agregadas, a distribuição binomial negativa não forneceu bons ajustes para a maioria dos dados analisados e mesmo com essas evidências os autores concluíram que seu uso ainda seria adequado.

Outro resultado deste estudo, e já conhecido anteriormente, era de que a agregação varia com a densidade (relação de Taylor). Desta forma a relação de Taylor foi incorporada ao modelo de duas espécies (Atkinson & Shorrocks, 1981) substituindo a utilização do parâmetro k da distribuição binomial negativa. Os resultados desta substituição não geraram diferenças com as predições anteriores do modelo que utilizava-se de uma agregação constante.

Outra premissa importante do modelo, refere-se a não existir associação entre as espécies presentes no sistema. Shorrocks et al. (1990) estudaram vários dados provenientes de coletas em frutos, fungos e de experimentos em laboratório, procurando determinar se haviam nestes sistemas evidências de associação entre as espécies, utilizando-se do coeficiente ϕ (ϕ) e não mais do coeficiente de concordância de Kendall (W). Seus resultados (Shorrocks *op. cit.*) indicaram que apenas 16 comparações entre as 157 realizadas apresentavam associações significativas fato este, que levou estes pesquisadores a concluírem que esta premissa estaria correta. Shorrocks *op. cit.* incorporaram estes resultados no modelo de simulação descrito anteriormente (Atkinson & Shorrocks, 1981; Shorrocks & Rosewell, 1986) como uma forma de correção para a matriz conjunta de probabilidades de distribuição dos ovos nos ambientes.

Ives (1991) derivou uma condição para que as espécies presentes no sistema coexistissem por mais de uma geração. Segundo Ives *op. cit.* a coexistência seria estável se a razão entre o produto das agregações e o quadrado da medida da associação fosse inferior a 1 (um). A condição necessária para a coexistência, derivada desta premissa anterior, é medida por:

$$\alpha_{1,2}\alpha_{2,1} < \frac{(J_1+1)(J_2+2)}{(C_{1,2}+1)^2}$$

onde α é o coeficiente de competição, J representa a agregação intraespecífica e C a agregação interespecífica.

Todas as derivações apresentados por Ives (1988a,b ; 1991) tomaram como ponto de partida ambientes com tamanho idêntico e sendo assim, o número de indivíduos por ambiente é a característica mesurada.

Sevenster (1996) fez uma revisão dos métodos utilizados na análise do modelo de agregação e propôs modificações para o cálculo do grau de agregação, de associação bem como formulou um critério para coexistência estável do sistema o qual seria uma condição necessária e suficiente. As modificações propostas por Sevenster *op. cit.* incluíram o tamanho do ambiente o que levaria a incluir nas medidas de agregação e associação a densidade dos competidores e não mais o número de indivíduos. O grau de agregação (J) passou a ser definido da seguinte forma:

$$J = \left(\frac{\sum e_i}{N^2} \times \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{e_i} \right) - 1$$

onde J é o índice de agregação intraespecífica, n_i o número de indivíduos na carcaça i , e_i representa o tamanho da carcaça i e N o número total de indivíduos.

De forma análoga, o grau de associação entre as espécies passa a ser fornecido pela seguinte fórmula:

$$C_{x,y} = \left(\frac{\sum e_i}{N_x N_y} \times \sum \frac{n_x n_y}{e_i} \right) - 1$$

onde $C_{x,y}$ fornece a medida de associação (covariação) entre a espécie x e a espécies y , n_x representa o número de indivíduos da espécie x na carcaça i , n_y o número de indivíduos da espécie y na carcaça i , e_i representa o tamanho da carcaça i e N o número total de indivíduos.

Com relação ao critério de persistência, Sevenster (1996) desenvolveu um argumento considerando que a espécie competitivamente inferior deveria ser menos afetada pela espécie competitivamente superior do que esta pelos seus coespecíficos. Desde que esta relação persistisse a espécie competitivamente inferior não deixaria o sistema. A relação derivada por Sevenster *op. cit.* é representada por

$$T_{xy} = \frac{1 + C_{xy}}{1 + J_y} < 1$$

onde T é o efeito relativo da agregação do competidor, $C_{x,y}$ a medida de associação e J é o índice de agregação intraespecífica.

MATERIAL E MÉTODOS

A metodologia relativa à instalação dos experimentos, coleta e identificação dos exemplares está descrita no Capítulo I desta tese

Análise estatística

Os procedimentos relativos a análise da homogeneidade das variâncias bem como da normalidade dos dados seguiram o descrito no primeiro capítulo desta tese.

Para se testar o efeito do experimento em relação as variáveis consideradas foi utilizado o teste de Kruskal Wallis (KW). Para a comparação entre dois grupos com valores pareados foi utilizado o teste de Wilcoxon (W – Wilcoxon matched pairs) (Zar, 1984, Potvin & Roff, 1999).

Após ter sido feito o teste de Kruskal-Wallis foi realizado um teste de medianas, que corresponde a uma tabela de contingência onde as entradas são o número de casos em cada amostra que ocorrem acima e abaixo do valor da mediana. A partir desta tabela computa-se os valores do χ^2 comparando então com a hipótese nula de que 50% dos casos seriam encontrados acima da mediana e 50% dos casos abaixo.

Para se determinar a ocorrência e magnitude da agregação foram utilizados a razão variância/média (I); O coeficiente de Green (G); a função de Taylor; e o grau de agregação interespecífica de Ives (C_1) e Sevenster (C_s).

Com relação a razão entre a variância e a média da população (I), foi utilizada para se testar a existência de desvio em relação a uma distribuição ao acaso (razão = 1) a seguinte expressão (para $N \sim 30 - d_{\text{crit}} = 1,96$) (Ludwig & Reynolds, 1988):

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2(N-1) - 1}$$

onde, $\chi^2 = I(N-1)$; I = razão variância/média e N = número de amostras

O Índice de Green foi utilizado para testar a agregação relativa entre as espécies e é fornecido pela seguinte expressão.

$$G = \frac{I}{n-1}$$

onde, I = razão variância/média e n = número de indivíduos

A função de Taylor foi utilizada para se determinar a relação entre variância e média através de regressão linear (Lg x Lg). A expressão de Taylor é a seguinte:

$$V = am^b \text{ onde,}$$

onde V é variância da amostra; m, a média da amostra e a e b são constantes

Para se testar o aumento proporcional do número de coespecíficos em relação a uma distribuição ao acaso destes indivíduos foi utilizado o índice de agregação de Ives (J_1)

$$J_1 = \frac{\sum_i \left(\frac{n_{1i}(n_{1i}-1)}{Nm_i} \right) - m_i}{m_i} = \frac{v_1 - 1}{m_1}$$

onde: n_{xi} representa o número de indivíduos da espécie 1 presentes no ambiente i e m_x e v_x a média e a variância destes indivíduos e N o número de ambientes disponíveis para a oviposição.

Para se determinar o aumento proporcional da densidade de coespecíficos em relação a uma distribuição agregada deste indivíduos foi utilizado o índice de agregação de Sevenster (J_s),

$$J = \left(\frac{\sum e_i}{N^2} \times \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{e_i} \right) - 1$$

onde J é o índice de agregação intraespecífica, n_i o número de indivíduos na carcaça i, e_i representa o tamanho da carcaça i e N o número total de indivíduos

A existência ou não de associação entre as espécies foi determinada baseando-se em três descritores: a função ϕ (Shorrocks et. al., 1990), coeficiente C de Ives (1988) e o coeficiente C de Ives (1988) modificado por Sevenster (C_S).

O Coeficiente de correlação Phi (ϕ) é determinado pela seguinte equação, baseando-se em uma tabela de contingência de duas entradas:

$$\phi = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$$

O coeficiente C_I é fornecido pela seguinte fórmula:

$$C_{1,2} = \frac{\sum_i \left(\frac{n_{1i} n_{2i}}{N m_i} \right) - m_2}{m_2} = \frac{Cov_{1,2}}{m_1 m_2}$$

onde n_x representa o número de indivíduos da espécie x presentes no ambiente i e m_x e v_x a média e a variância destes indivíduos, N o número de ambientes disponíveis para a oviposição e Cov a covariância entre as duas espécies

e, O coeficiente C_S é fornecido pela seguinte fórmula:

$$C_{x,y} = \left(\frac{\sum e_i}{N_x N_y} \times \sum \frac{n_{xi} n_{yi}}{e_i} \right) - 1 \text{ onde,}$$

onde $C_{x,y}$ fornece a medida de associação (covariação) entre a espécie x e a espécies y , n_{xi} representa o número de indivíduos da espécie x na carcaça i , n_{yi} o número de indivíduos da espécie y na carcaça i , e_i representa o tamanho da carcaça i e N o número total de indivíduos.

Para determinar se a agregação intraespecífica facilitaria a coexistência foi utilizado o coeficiente A , que é fornecido pela seguinte equação:

$$\alpha_{1,2} \alpha_{2,1} < \frac{(J_1 + 1)(J_2 + 2)}{(C_{1,2} + 1)^2} >_1$$

onde α é o coeficiente de competição, J denota a agregação intraespecífica e, C fornece a agregação interespecífica de Ives.

Para se testar o efeito do experimento nos valores do índice de Green (G) foi feita uma análise de variância (ANOVA) unifatorial.

Todos os testes foram realizados no programa Statistica 5.1 (Statsoft Inc., 1996).

RESULTADOS

Emergiram um total de 16.353 indivíduos das carcaças nos três experimentos. A família Calliphoridae (85%) e Sarcophagidae (7,1%) foram as famílias mais abundantes.

Das 26 espécies encontradas nos três experimentos realizados (tabela 01), 21 pertencem a espécies necrófagas, 03 são considerados predadores (Coleoptera) e 02 são parasitóides (Encyrtidae e Ichneumoniidae). Os valores do número total de indivíduos coletados bem como as médias e variâncias encontram-se nas tabelas 02 a 04.

Agregação

Os valores encontrados para o índice de agregação (I) encontram-se nas tabelas 02 a 04. A análise de tais resultados demonstram que a variância do número de indivíduos foi superior a média destes mesmos táxons considerados em todos os casos. Tal resultado implica em uma distribuição agregada destes indivíduos que, de acordo com as probabilidades resultantes dos testes rejeitam a hipótese de que tais valores sejam oriundos de uma distribuição de Poisson (variância igual a média – razão $\delta^2/\mu = 1,0$) (Tabela 02 a 04). As medianas dos valores de I não são significativamente diferentes entre os experimentos (KW = 1,23 - P = 0,53).

Os resultados que podem ser observados sobre a variação do coeficiente de Green (G) demonstram que ocorre agregação e que esta varia temporalmente entre as espécies (tabela 05), embora esta variação não seja significativa (F = 1,32 - P = 0,27). Os competidores numericamente dominantes, *Lucilia eximia*, *Chrysomya albiceps* e, para o experimento III *Townsendmyia halli*, possuem valores de G bem abaixo das demais espécies. Esta variação pode demonstrar que existe uma relação entre área ocupada e abundância entre as espécies. Valores baixos de G também são encontrados para as espécies de Hymenoptera e Coleoptera (tabela 05).

Tabela 01 Espécies criadas e número de indivíduos que emergiram a partir de carcaças de ratos em decomposição durante os meses de Janeiro (experimento I), Fevereiro (experimento II) e março (experimento III) de 1999

Táxons	Acronímico	Exp I	Exp II	Exp III
CALLIPHORIDAE				
<i>Chrysomya albiceps</i>	alb	542	524	311
<i>Chrysomya megacephala</i>	mgc	19	-	-
<i>Lucilia eximia</i>	exm	4738	2877	4647
<i>Lucilia sericata</i>	ser	6	-	67
<i>Paralucilia xanthogeneiastes</i>	xnt	-	-	33
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	chl	109	-	11
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	smd	43	-	44
MUSCIDAE				
<i>Ophyra aenescens</i>	aen	55	-	-
<i>Ophyra chalcogaster</i>	cha	27	-	-
<i>Sarcopromusca pruna</i>	prn	50	-	-
FANNIIDAE				
<i>Fannia pusio</i>	pso	17	-	-
<i>Fannia femoralis</i>	fmr	-	41	-
ANTHOMYIIDAE				
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	crd	-	4	-
SARCOPHAGIDAE				
<i>Helicobia aurescens</i>	arc	15	-	-
<i>Townsendmyia halli</i>	hli	222	150	635
<i>Sarcodexia lambens</i>	lbe	34	27	-
<i>Pattonela resona</i>	rsa	61	-	-
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	plt	9	-	20
SPLAEROCERIDAE				
<i>Coproica</i> sp.	cpc	43	-	-
<i>Leptocera</i> sp.	ltc	6	-	-
PIOPHILIDAE				
Piophilidae	phd	23	-	-
HYMENOPTERA				
<i>Atractodes</i> sp.	atc	30	71	163
<i>Hemencyrtus</i> sp	hmc	-	-	171
COLEOPTERA				
Histeridae	hist	34	14	57
<i>Oxyletrum discicolle</i>	oxy	61	45	47
Staphilínidae	sta	89	95	66

Os valores dos índices de agregação de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) são todos positivos nos três experimentos (tabelas 02 a 04), o que implica no aumento do número de competidores coespecíficos com a agregação. Nenhum dos índices de agregação teve medianas significativamente diferentes entre os três experimentos (KW = 2,84 - P = 0,24 para J_I e KW = 2,85 - P = 0,23 para J_S).

Comparando-se os dois índices, obtêm-se uma diferença marginalmente significativa (W - P = 0,05; N = 50). De uma maneira geral, os valores de J_S são inferiores ao de J_I (Tabelas 02 a 04), com exceção do experimento I onde valores de J_S superiores são a grande maioria (Tabela 02). Existe uma tendência a aumentar o valor de J_S em relação a J_I a medida que a espécie ocorre em um número menor de carcaças.

A função exponencial de Taylor descreve a relação entre a variância e a média das amostras de forma adequada na maioria dos táxons ou grupo de táxons testados (Tabelas 06 a 08). Os valores do intercepto (logaritmo de a) variaram entre -3,20 e 2,08 sendo que não ocorreram diferenças significativas entre os experimentos (KW = 0,23 - P = 0,23). O valores do coeficiente angular (b) variaram entre -1,94 e 3,26 e, da mesma forma, não ocorreu variação significativa deste parâmetro entre os experimentos (KW = 2,31 - P = 0,12). Valores negativos de b foram encontrados em apenas duas situações (*Ophyra aenescens* tabela 06 e Staphilinidae tabela 08).

Tabela 02 Número total de indivíduos (n), média, variância, índice de dispersão (I), valor da agregação do índice de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) para os táxons que emergiram durante Janeiro de 1999 (experimento I) a partir de carcaças de rato em decomposição.

Táxons	n	média	variância	I (V/m)	J _I	J _S
TODAS	6233	182,6	39728,46	217,59*	1,19	0,64
CALLIPHORIDAE	5457	159,8	37194,98	232,82*	1,45	0,8
SARCOPHAGIDAE	341	9,7	306,95	31,64*	3,16	5,97
MUSCIDAE	132	3,88	113,20	29,18*	7,26	15,14
SPHAEROCERIDAE	49	1,44	16,48	11,45*	7,25	14,87
COLEOPTERA	184	5,41	80,64	14,91*	2,57	0,40
<i>Chrysomya albiceps</i>	542	15,94	1326,41	83,21*	5,16	2,17
<i>Chrysomya megacephala</i>	19	0,56	10,30	18,40*	31,07	8,29
<i>Lucilia eximia</i>	4738	138,7	31233,49	225,24*	1,62	1,15
<i>Lucilia sericata</i>	6	0,18	1,02	5,67*	25,93	7,17
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	109	3,2	152,52	47,66*	14,58	20,86
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	43	1,2	45,56	37,97*	30,81	8,10
<i>Ophyra aenescens</i>	55	1,61	35,76	22,21*	5,87	31,09
<i>Ophyra chalcogaster</i>	27	0,8	15,21	19,01*	22,52	64,56
<i>Sarcopromusca pruna</i>	50	1,47	71,40	48,57*	32,36	52,92
<i>Fannia pusio</i>	17	0,5	8,23	16,47*	30,95	82,55
<i>Helicobia aurescens</i>	15	0,44	6,40	14,55*	30,79	75,64
<i>Townsendmyia halli</i>	222	6,2	226,20	36,48*	5,72	10,79
<i>Sarcodexia lambens</i>	34	1	19,71	19,71*	18,71	29,52
<i>Pattonela resona</i>	61	1,8	51,5524	28,64*	15,36	22,86
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	9	0,26	1,1236	4,32*	12,78	55,49
<i>Coproica</i> sp	43	1,26	14,5161	11,52*	8,35	15,86
<i>Leptocera</i> sp	6	0,17	1,0201	6,00*	29,42	72,98
Prophilidae	23	1	11,3569	11,36*	10,36	37,64
<i>Atractodes</i> sp.	30	0,88	25,6036	29,10*	31,93	8,47
Histeridae	34	1,41	8,41	5,96*	3,52	1,09
<i>Oxyletrum discicolle</i>	61	2,54	10,4976	4,13*	1,23	2,74
Staphilimidae	89	3,7	41,2164	11,14*	2,74	0,52

* - Probabilidade inferiores a 0,05

Tabela 03 Número total de indivíduos (n), média, variância, índice de dispersão (I), valor da agregação do índice de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) para os táxons e grupos de táxons que emergiram durante Fevereiro de 1999 (experimento II) a partir de carcaças de rato em decomposição

	N	Média	Variância	I (V/m)	J_I	J_S
TODAS	3848	142,5	44327,09	311,11*	2,17	0,28
CALLIPHORIDAE	3401	126	40056,01	318,00*	2,51	0,33
SARCOPHAGIDAE	177	6,55	305,20	46,59*	6,96	30,62
COLEOPTERA	154	8,05	184,96	22,97*	2,72	1,08
<i>Chrysomya albiceps</i>	524	19,4	1897,47	97,80*	4,99	5,01
<i>Lucilia eximia</i>	2877	106,6	30761,65	288,67*	2,69	0,45
<i>Fannia femoralis</i>	41	1,52	59,90	39,41*	25,27	129,25
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	4	0,15	0,34	2,32*	8,80	5,76
<i>Towsendmyia halli</i>	150	5,55	290,02	52,25*	9,23	38,81
<i>Sarcodexia lambens</i>	27	1	25,90	25,90*	24,90	128,92
<i>Atractodes</i> sp.	71	2,62	53,72	20,50*	7,44	2,34
Histeridae	14	0,73	1,87	2,57*	2,15	3,87
Oxyletrum	45	2,36	23,23	9,84*	3,74	3,20
Staphilimidae	95	4,95	87,42	17,66*	3,36	0,71

* - Probabilidade inferior a 0,05

Tabela 04 Número total de indivíduos, média, variância, índice de dispersão (I), valor da agregação do índice de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) para os táxons que emergiram durante Março de 1999 (experimento III) a partir de carcaças de rato em decomposição

	N	média	variância	I (V/m)	J_I	J_S
TODAS	6272	190,51	138793,50	728,54*	3,82	1,39
CALLIPHORIDAE	5113	155,39	129600,00	834,03*	5,36	2,09
SARCOPHAGIDAE	655	19,84	1528,03	77,02*	3,83	4,41
COLEOPTERA	170	7,08	138,77	19,60*	2,63	1,01
HYMENOPTERA	334	10,12	313,64	30,99*	2,96	4,95
<i>Chrysomya albiceps</i>	311	9,42	701,72	74,49*	7,80	10,76
<i>Lucilia eximia</i>	4647	141,27	127420,44	901,96*	6,38	2,56
<i>Lucilia sericata</i>	67	2,03	63,20	31,13*	14,84	6,27
<i>Paralucilia xanthogeneiates</i>	33	1	31,92	31,92*	30,92	77,93
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	11	0,33	2,40	7,28*	19,03	54,64
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	44	1,33	40,45	30,41*	6,88	9,94
<i>Towsendmyia halli</i>	635	19,24	1446,28	75,17*	3,86	4,48
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	20	0,6	11,76	19,61*	31,01	30,45
<i>Atractodes</i> sp	163	4,93	148,35	30,09*	5,90	2,76
<i>Hemencyrtus</i> sp	171	5,18	210,54	40,64*	7,65	17,94
Histeridae	57	2,37	18,06	7,62*	2,79	1,20
<i>Oxyletrum discicolle</i>	47	1,95	8,64	4,43*	1,76	0,43
Staphilimidae	66	2,75	33,76	12,27*	4,10	1,76

* - Probabilidade inferior a 0,05

Tabela 05 Valores do índice de Green para as espécies que emergiram a partir de carcaças de ratos em decomposição durante os meses de Janeiro (experimento I), Fevereiro (experimento II) e março (experimento III) de 1999

Táxons	Exp I	Exp II	Exp III
<i>Chrysomya megacephala</i>	0,15	0,18	0,23
<i>Chrysomya megacephala</i>	0,96	-	-
<i>Lucilia eximia</i>	0,04	0,10	0,19
<i>Lucilia sericata</i>	0,93	-	0,45
<i>Paralucilia xanthogeneiates</i>	-	-	0,96
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	0,43	-	0,62
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	0,88	-	0,68
<i>Ophyra aenescens</i>	0,39	-	-
<i>Ophyra chalcogaster</i>	0,69	-	-
<i>Sarcopromusca pruna</i>	0,97	-	-
<i>Fannia pusio</i>	0,96	-	-
<i>Fannia femoralis</i>	-	0,96	-
<i>Craspedochaeta fluminensis</i>	-	0,44	-
<i>Helicobia aurescens</i>	0,96	-	-
<i>Townsendmyia halli</i>	0,16	0,34	0,11
<i>Sarcodexia lambens</i>	0,59	0,96	-
<i>Pattonela resona</i>	0,46	-	-
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	0,41	-	0,97
<i>Coproica</i> sp.	0,25	-	-
<i>Leptocera</i> sp	1,00	-	-
Piophilidae	0,47	-	-
<i>Atractodes</i> sp	0,96	0,27	0,18
<i>Hemencyrtus</i> sp	-	-	0,23
Histeridae	0,15	0,12	0,12
Oxyletrum	0,05	0,20	0,07
Staphilimidae	0,11	0,17	0,17

Tabela 06 Valores dos parâmetros da função exponencial $y = a \cdot e^{bx}$ ajustada por regressão linear para os táxons que emergiram durante Janeiro de 1999 (experimento I) a partir de carcaças de rato em decomposição. Estimativas dos parâmetros, erro padrão (SE), número de amostras (n), variância explicada pelo modelo (R^2) e significância (Prob) dos valores

Táxons	n	Log a	se	b	se	R^2	Prob
TODAS	26	-1,122	0,578	2,752	0,369	0,70	*
CALLIPHORIDAE	24	-0,946	0,609	2,558	0,362	0,69	*
SARCOPHAGIDAE	8	-0,957	1,128	2,307	0,963	0,48	n.s
SPHAEROCERIDAE	3	-0,633	0,956	1,648	1,131	0,68	*
COLEOPTERA	10	-0,602	0,334	2,099	0,395	0,77	*
<i>Chrysomya albiceps</i>	6	-0,594	0,271	2,360	0,194	0,94	*
<i>Lucilia eximia</i>	16	0,528	0,356	1,829	0,196	0,86	*
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	3	-0,229	0,229	1,313	0,199	0,97	n.s
<i>Ophyra aenescens</i>	3	2,081	0,86	-1,947	0,94	0,81	n.s
<i>Townsendmyia halli</i>	3	-2,553	2,01	2,721	1,455	0,77	n.s
Piophilidae	3	-1,517	2,20	2,46	2,69	0,45	*
Histeridae	3	-0,018	0,001	1,524	0,001	0,99	*
<i>Oxyletrum discicolle</i>	4	0,022	0,022	0,261	0,024	0,98	*
Staphilínidae	4	-0,193	0,232	1,645	0,285	0,94	*

n.s = não significativo

* = significativo no mínimo a 0,05

Tabela 07 Valores dos parâmetros da função exponencial $\text{variância} = a \cdot \text{média}^b$ ajustada por regressão linear para os táxons que emergiram durante Fevereiro de 1999 (experimento II) a partir de carcaças de rato em decomposição. Estimativas dos parâmetros, erro padrão (SE), número de amostras (n), variância explicada pelo modelo (R^2) e significância (Prob.) dos valores

Táxons	N	Log a	se	b	se	R^2	Prob
TODAS	11	-0,770	0,533	2,457	0,303	0,88	*
CALLIPHORIDAE	10	-2,011	1,000	2,587	0,550	0,73	*
COLEOPTERA	9	-0,766	0,962	2,598	0,122	0,98	*
<i>Chrysomya albiceps</i>	3	0,149	2,310	1,89	1,298	0,68	n s
<i>Lucilia eximia</i>	6	-2,169	1,815	2,914	0,896	0,72	*
<i>Oxyletrium discicolle</i>	4	-0,451	0,627	1,634	1,289	0,44	n s
Staphilimidae	5	-0,985	0,370	2,401	0,531	0,87	*

n s = não significativo

* = significativo no mínimo a 0,05

Tabela 08 Valores dos parâmetros da função exponencial $\text{variância} = a \cdot \text{média}^b$ ajustada por regressão linear para os táxons que emergiram durante Março de 1999 (experimento III) a partir de carcaças de rato em decomposição. Estimativas dos parâmetros, erro padrão (SE), número de amostras (n), variância explicada pelo modelo (R^2) e significância (Prob.) dos valores.

Táxons	n	Log a	se	b	se	R^2	Prob
TODAS	23	-0,935	0,398	2,558	0,247	0,83	*
CALLIPHORIDAE	10	-1,062	0,290	2,686	0,171	0,97	*
SARCOPHAGIDAE	4	1,232	0,803	0,918	0,630	0,51	n.s
HYMENOPTERA	4	0,244	0,488	1,630	0,460	0,86	n.s
COLEOPTERA	17	0,096	0,107	1,091	0,197	0,67	*
<i>Chrysomya albiceps</i>	4	-0,045	2,158	1,308	1,642	0,24	n s
<i>Lucilia eximia</i>	9	-3,207	0,427	3,260	0,242	0,96	*
<i>Townsendmyia halli</i>	5	-2,319	1,265	2,420	0,807	0,75	*
<i>Hemencyrtus sp</i>	4	1,031	0,850	0,994	0,749	0,46	n s
<i>Atractodes sp.</i>	4	0,324	0,809	0,536	0,851	0,16	n.s
Histeridae	3	0,165	0,728	1,316	1,496	0,43	n.s
Staphilimidae	4	1,059	0,302	-0,051	0,604	0,29	*

n.s = não significativo

* = significativo no mínimo a 0,05

Associação

O coeficiente de correlação phi resultou em valores negativos e positivos em todos os experimentos. Contudo, apenas no experimento I os valores negativos foram significativamente superiores aos positivos ($\chi^2 = 36,48 - 1 \text{ GL} - P > 0,000$). Comparando-se os três experimentos, não ocorreram diferenças significativas entre os valores ($KW = 2,34 - P = 0,65$) mas, o resultado do teste de medianas demonstrou que o número de valores acima e abaixo da mediana (-0,04) são significativamente diferentes ($\chi^2 = 7,92 - 2 \text{ GL} - P = 0,01$).

Embora o número de valores negativos tenha sido maior que o de positivos (Tabelas 09 a 11, figura 01) a média dos valores não difere significativamente de zero ($P = 0,57$), o mesmo ocorrendo com a distribuição ($W - P = 0,70$).

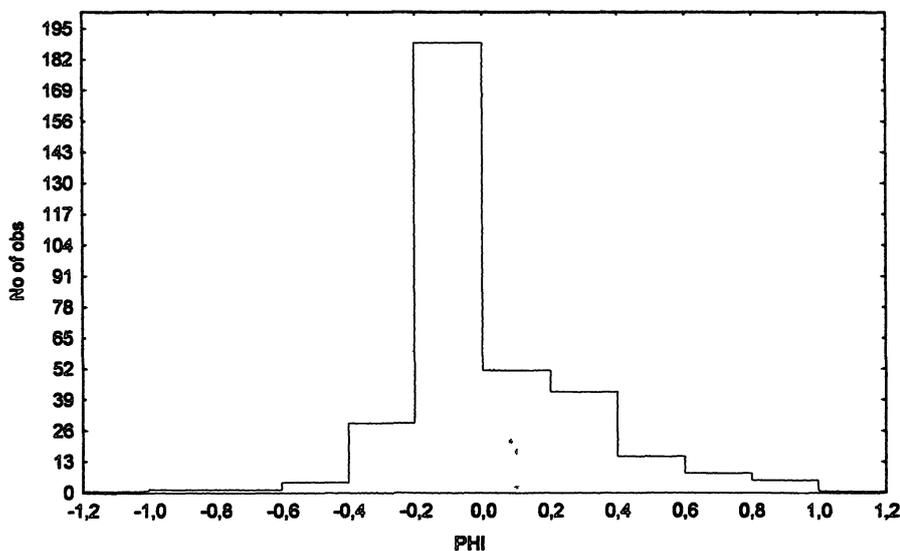


Figura 01 Histograma de distribuição dos valores agrupados do coeficiente de associação Phi para as espécies que emergiram de carcaças de ratos em decomposição

A associação (tabelas 12 a 14) entre as espécies, medidas pelo coeficiente de agregação intraespecífica de Ives (C_1), demonstrou que existem significativamente mais associações negativas do que positivas nos experimentos I e III ($\chi^2 - P < 0,003$) e, que no experimento II embora prevaleçam as associações positivas não existe tendência alguma

($\chi^2 - P = 0,65$) Existe uma diferença significativa entre os três experimentos ($KW_{2,205} = 19,42 - P < 0,000$).

Da mesma maneira o resultado do coeficiente de agregação interespecífica de Sevenster (C_S) calculado para os experimentos (Tabelas 15 a 17), demonstrou que existe um número maior de associações negativas do que positivas para os três experimentos. Embora as associações negativas sejam em maior número, estes valores só são estatisticamente significativos nos experimentos I e III ($\chi^2 - P < 0,001$). Com relação a diferença dos valores de C_S entre os experimentos, ocorreu uma diferença significativa entre a localização de suas medianas ($KW_{2,203} = 30,62 - P < 0,000$).

Embora na maioria dos casos os dois índices apresentassem um número maior de associações negativas as médias de todos os experimentos não diferem significativamente de zero (Tabela 18). A distribuição geral dos valores de C_1 e de C_S não difere de zero ($W - P = 0,07$ e $P = 0,32$ respectivamente).

Tabela 10 Valores do índice de associação Phi (ϕ) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Fevereiro de 1999 (experimento II)

alb
-0,57 exm
-0,12 -0,27 fmr
0,12 0,20 -0,05 crp
-0,27 0,07 -0,08 -0,11 hli
-0,12 -0,27 -0,03 -0,05 -0,08 lbe
0,04 0,09 -0,08 0,28 -0,11 -0,08 atc
0,26 -0,17 -0,16 0,44 0,20 -0,16 0,17 oxy
-0,40 0,07 0,36 0,13 0,34 -0,10 0,20 0,34 hst
-0,38 -0,02 0,27 0,29 0,78 0,27 0,28 -0,04 0,83 stp

Tabela 11 Valores do índice de associação Phi (ϕ) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Março de 1999 (experimento III)

alb
0,12 exm
-0,23 -0,06 sct
-0,09 0,10 -0,05 xnt
0,09 -0,06 -0,10 -0,05 chl
0,48 0,14 -0,08 -0,04 -0,08 smd
-0,39 -0,45 -0,02 -0,13 -0,02 -0,19 hli
-0,09 -0,28 -0,05 -0,03 -0,05 -0,04 0,23 plt
0,27 -0,05 0,09 -0,09 0,09 0,48 0,22 -0,09 atc
-0,22 -0,15 0,16 -0,07 0,05 -0,10 0,20 -0,07 -0,01 hmc
-0,07 0,02 0,03 0,16 0,03 0,23 0,11 0,00 0,24 -0,02 oxy
0,32 0,06 -0,09 -0,19 -0,11 0,32 -0,03 0,00 0,42 -0,26 0,25 hst
-0,03 0,26 -0,09 0,22 0,15 0,02 -0,03 0,00 0,04 -0,26 0,02 0,47 stp

Tabela 16 Valores do índice de agregação interespecífica de Sevenster (C_s) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Fevereiro de 1999 (experimento II)

alb									
-0,30	exm								
-1	-1	fmr							
-0,32	0,99	-1	crd						
-1	-0,55	-1	-1	hli					
-1	-1	-1	-1	-1	lbe				
-0,27	0,27	-1	1,20	-0,45	-1	atc			
0,002	0,71	-1	6,58	-0,81	-1	1	oxy		
-1	0,49	-1	2,34	-0,4	10,11	0,58	3,04	hst	
-0,17	0,3	0,64	2,21	-0,51	0,65	0,26	1,36	0,82	sta

Tabela 17 Valores do índice de agregação interespecífica de Sevenster (C_s) para as espécies que emergiram a partir de carcaças de rato em decomposição durante Março de 1999 (experimento III)

alb																				
-0,25	exm																			
-1	2,09	sct																		
-1	-0,99	-1	xnt																	
-0,98	0,23	-1	-1	chl																
3,90	2,21	-1	-1	-1	smd															
-1	-0,78	-0,31	-1	-0,95	-1	hli														
-1	-1	-1	-1	-1	-1	3,04	plt													
-0,40	5,2	3,20	-1	-0,09	1,95	-0,03	-1	atc												
-1	-0,96	0,81	-1	0,22	-1	-0,45	-1	-0,88	hmc											
-0,72	2,45	3,01	0,02	0,26	0,02	-0,67	-1	-1,90	-0,54	oxy										
0,01	2,7	-0,20	-1	-0,35	2,4	-0,31	-1	1,62	-0,82	1,42	hes									
0,10	3,42	-0,30	-0,27	-0,07	1,04	-0,35	-1	2,28	-0,85	1,74	3,51	stp								

Tabela 18. Probabilidade de diferenças entre as médias obtidas nos três experimentos pelos índices de agregação interespecífica de Ives (C_1) e Sevenster (C_s) e uma média igual a zero

Experimento	C_1	C_s
	Probabilidade	Probabilidade
I	$0,528 \pm 5,28$ n s	$0,508 \pm 6,72$ n s
II	$0,563 \pm 1,77$ n s	$0,283 \pm 2,09$ n s.
III	$0,10 \pm 1,52$ n s	$-0,10 \pm 1,12$ n s

Facilitação da Coexistência

A análise dos valores pareados para do efeito da agregação intraespecífica (A) demonstrou que a maioria dos valores é superior a um ($\ln A > 0$ – figura 02). Especificamente, em todos os experimentos os valores de A foram significativamente diferentes de uma distribuição com média um ($W - P < 0,001$ em todos os casos).

Existe, também uma diferença significativa da variável A entre os experimentos ($KW_{2,160} = 9,37 - P = 0,009$) sendo que nos experimentos I e III a mediana é superior ao valor dois (2,0) e nos experimento II inferior.

Os resultados das análises do efeito da agregação intraespecífica das espécies e seus competidores potenciais combinados (A_{agr} – Tabela 19) demonstram que todos os valores excedem um ($A_{agr} > 1$ – Figura 03) significativamente ($W - P < 0,000$). Uma comparação entre os experimentos demonstrou não haver diferenças significativas ($KW_{2,44} = 5,114 - P = 0,07$) entre eles.

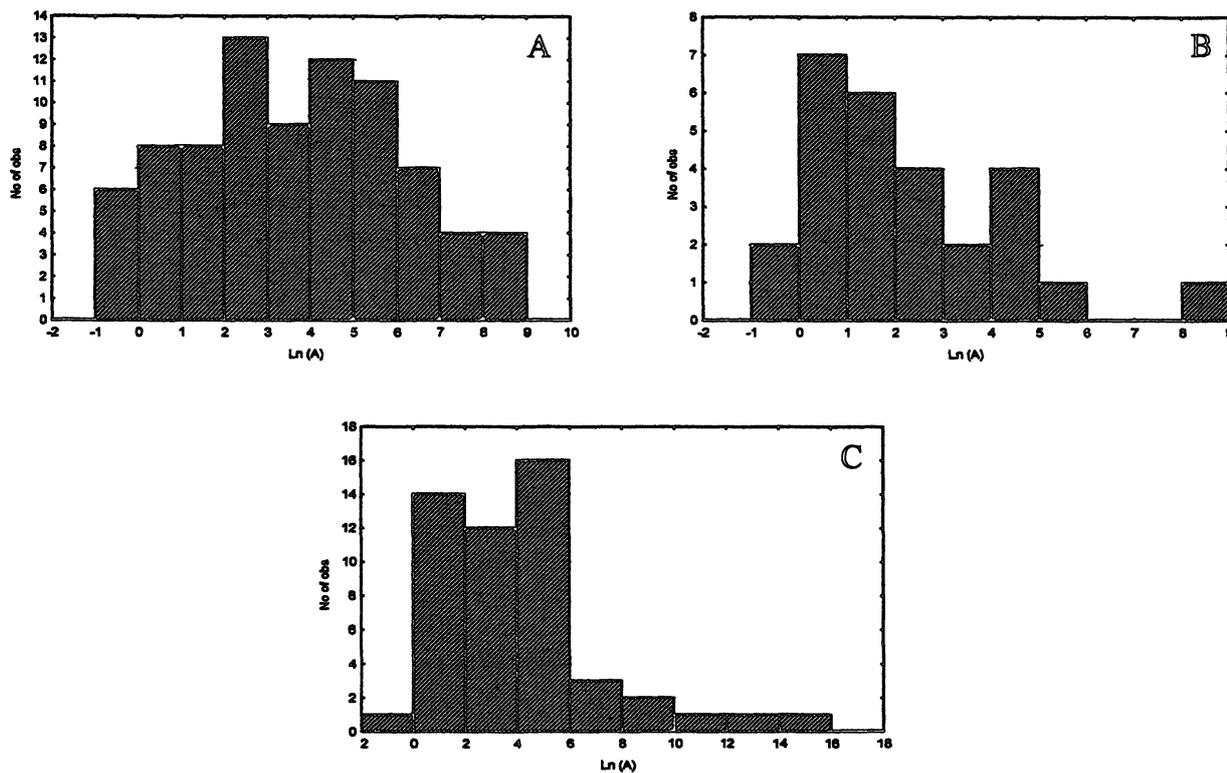


Figura 02 Valores da relação entre a agregação intraespecífica com a interespecífica (Ln A) para os experimentos I (A), II (B) e III (C)

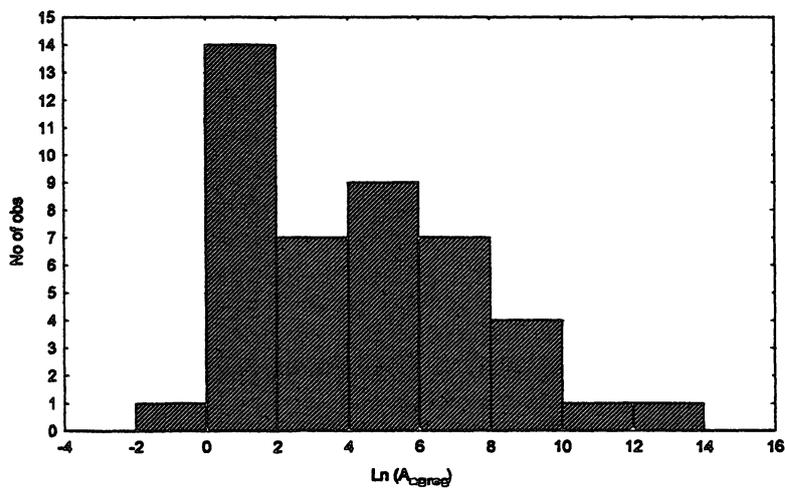


Figura 03. Valores do efeito relativo da agregação intraespecífica de cada espécie e todos os seus competidores potenciais combinados (A_{agr}) em cada experimento

DISCUSSÃO

As premissas do modelo da agregação estabelecem que em ambientes com heterogeneidade espacial a agregação de um competidor superior permite o estabelecimento no sistema de outros competidores (Atkinson & Shorrocks, 1981; Hanski, 1981). Tais afirmações baseiam-se na existência de áreas (carcaças, frutos ou fungos) em que a média dos indivíduos deste competidor superior será pequena ou zero (áreas não utilizadas) permitindo assim, que uma espécie que normalmente seria excluída permanecesse (Hanski, *op. cit.*; Sevenster, 1996).

Embora o modelo tenha sido descrito para um par de competidores apenas (Ives, 1988a) a extensão de suas premissas a interações competitivas multiespecíficas permanecem válidas devido a robustez de suas premissas (Ives & May, 1985).

As premissas do modelo incluem a existência de agregação das espécies na comunidade e a ausência de associações entre estas mesmas espécies.

Todas as espécies estudadas nesta comunidade apresentaram valores dos índices estimadores de agregação consistentes com as predições do modelo. A grande maioria dos valores são superiores aos encontrados na literatura (cf. Atkinson & Shorrocks, 1984; Ives, 1988b; Ives, 1991; Sevenster, 1996).

Os dados apresentados somam-se a uma vasta literatura que evidencia o padrão de distribuição agregada das espécies que se utilizam de ambientes efêmeros como sítios de oviposição (Atkinson & Shorrocks, 1984; Rosewell et al., 1990)

Embora existam varias evidências, estas decorrem da utilização de índices como o expoente K da distribuição binomial negativa e do índice I (razão variância/média) além da maior parte estar baseados em espécies frugívoras e fungívoras (cf. Atkinson & Shorrocks, 1985; Shorrocks & Rosewell, 1986; Rosewell et al., 1990). Tais índices embora úteis, modelam distribuições discretas e/ou possuem uma relação de densidade dependência (Pielou, 1977; Krebs, 1989).

Os valores de I descritos para a comunidade necrófaga do campus da Universidade Federal do Paraná (CNUFPR) são significativamente diferentes do que seria esperado em uma distribuição ao acaso da mesma maneira que descrito em outros estudos com comunidades necrófagas (Hanski & Kuusela, 1977, Beaver, 1977; Kuusela & Hanski, 1982; Blackith & Blackith, 1990).

Embora os resultados de todos os táxons ou grupos de táxons demonstrem agregação tais dados não são comparáveis entre si já que o valor máximo de I é função da média (Krebs, 1989). Desta forma, o coeficiente de Green (G) demonstra que embora as espécies estejam todas agregadas, as mais abundantes ocupam uma quantidade maior de carcaças e possuem uma agregação relativa menor.

Tais características podem ser produto da abundância local das espécies (Hanski et al., 1983) e/ou de suas habilidades de colonização (Nee et al., 1991). O índice de Green correlaciona-se negativamente com a abundância dos adultos (capítulo 01, tabela 01, pág. 11) sugerindo que, tanto a abundância quanto a habilidade de colonização podem ser responsáveis pelo padrão encontrado da mesma forma que o sugerido para outros microcosmos (Warren & Gaston, 1997)

A relação entre média e variância pode ser descrita como uma função exponencial (Taylor, 1961). Da mesma maneira, o expoente K da distribuição binomial negativa varia com a densidade dos competidores. Desta forma não poderia ser usado como descritor do grau de agregação de um sistema como postulado por Shorrocks et al. (1979, entre outros).

A partir destas constatações a relação exponencial entre a variância e média (variância = $a \cdot \text{média}^b$) foi incorporada ao modelo (Atkinson & Shorrocks, 1981). Este modelo descreve bem, na maioria dos casos desta comunidade (CNUFPR), a relação entre a média e a variância como previamente encontrado em outros estudos (Atkinson & Shorrocks *op. cit.*; Rosewell et al., 1990).

Os casos onde a relação exponencial não foi significativa, correspondem aos menores valores amostrais (tabelas 06 a 08) que podem, dependendo do valor das médias e das variâncias em cada carcaça, produzir ajustes fracos do modelo (Routledge & Swartz, 1991; Hagstrum et al., 1997).

As variações do intercepto ($\log a$) e do coeficiente angular (b) na CNUFPR são maiores do que a variação apresentada em outros trabalhos (Rosewell *op. cit.*; Sevenster & Van Alphen (1996). O valor médio do coeficiente angular encontrado na CNUFPR foi dois (2,0) sendo que, este foi o valor utilizado por Hanski (1981) quando da formulação de uma versão do modelo.

Os valores destes dois parâmetros não foram diferentes entre experimentos. Este resultado pode indicar que um mesmo mecanismo pode estar agindo na relação entre média

e variância entre as várias espécies. Embora os valores de a e b não são significativamente diferentes entre experimentos, a variação de a é muito maior (duas magnitudes) que a de b . Tais variações de a podem ser causadas por uma mudança na linha de regressão (aumento da variância) ou por uma “modificação do meio” (variação espacial) como observado em outros sistemas (Taylor, 1984; Taylor et al., 1998).

O índice de agregação de Ives (J_I) e de Sevenster (J_S) fornecem medidas da agregação que podem ser compreendidas como o aumento proporcional de indivíduos (J_I) ou da densidade (J_S) dos competidores em relação a sua distribuição ao acaso. Todos os valores de J_I e J_S demonstram que ocorre um aumento significativo de competidores em relação a sua distribuição ao acaso. Estes valores são, em geral, maiores do que os registrados em comunidades de drosofilídeos (Sevenster, 1996) e carcaças (Ives, 1991).

As diferenças nos valores entre os índices refletem a diferença na utilização do número de indivíduos e densidade dos indivíduos. Quando os ambientes são relativamente homogêneos o número de indivíduos fornece uma boa estimativa da agregação. Já, para o caso de ambientes com tamanhos muito variados J_I tende a subestimar a agregação devido a variação entre os ambientes. Assim J_S fornece estimativas melhores quando os ambientes são extremamente variáveis. Embora exista esta variação, qualitativamente os resultados são o mesmos.

A utilização de indivíduos que emergem das carcaças para a análise de agregação requer que a mortalidade no estágio larval seja densidade independente (Ives, 1988a) caso contrário, as estimativas tenderão a ser inferiores a agregação original da fêmeas (Ives, *op. cit.*).

Em dípteros necrófagos a mortalidade é densidade-dependente (Von Zuben et al., 1993) mas, atua apenas após um determinado limiar (capacidade suporte). Até atingir este limiar o efeito da densidade é principalmente sobre o tamanho do adulto (Beaver, 1973; Putman, 1977; Hanski, 1987, entre outros). Mesmo considerando que os valores foram subestimados não ocorreria nenhuma mudança qualitativa nos resultados.

Ao nível da comunidade o coeficiente phi indicou que, na maioria dos casos, a covariação entre as espécies tende a zero embora, os valores negativos foram em número maior que os positivos.

Os coeficientes de agregação interespecífica de Ives (C_I) e de Sevenster (C_S) são mais sensíveis a variação dos dados do que o coeficiente ϕ . Utilizando-se destes coeficientes a maioria dos valores nos experimentos I e II são negativos. Os valores de C_I e de C_S estão próximos ao valor zero. Valores negativos de C , provavelmente não refletem uma repulsão entre as espécies e sim a utilização de carcaças pequenas, que contém menor número espécies reduzindo assim as possibilidades de interação.

A associação neutra entre as espécies é premissa do modelo (Hanski, 1981, Shorrocks et al., 1984). Em geral as médias das distribuições dos valores (ϕ , C) não diferem dos valores preditos (Beaver, 1977; Shorrocks et al., 1990; Ives, 1988a; Sevenster, 1996b) embora existam valores discrepantes (Beaver, 1977; Shorrocks et al., 1990; Jaenike & James, 1991; Johannesen & Loeschcke, 1996).

A presença de valores negativos facilitaria a coexistência, já que determinaria a utilização de regiões diferentes no espaço (Hanski, 1981) Da mesma forma, Ives (1988b) demonstrou matematicamente que covariâncias positivas tendem a dificultar a coexistência embora, essa influência em ambientes efêmeros é muito menor quando comparada a um ambiente homogêneo.

O efeito da agregação intraespecífica na coexistência foi avaliado através da relação entre agregação intraespecífica e interespecífica (A - Ives, 1988a). Todos os valores excederam o valor unitário indicando uma magnitude maior da agregação intraespecífica. Este mesmo padrão foi encontrado em comunidades de drosófilas (Sevenster & Van Alphen, 1996; Shorrocks & Sevenster, 1995).

Levando-se em conta que as espécies competem com um arranjo das espécies presentes no sistema (Shorrocks & Rosewell, 1986) os valores de A utilizando-se de todos os competidores possíveis permanecem superiores ao valor unitário implicando na coexistência de todas as espécies possíveis. De uma maneira geral os menores valores de A_{agr} estão associados com os predadores e parasitóides. Tais espécies possuem suas dinâmicas ligadas aos hospedeiros e presas (Hassel & Waage, 1984; Jones et al., 1994) sendo que A não representa biologicamente a possibilidade de coexistência nesta comunidade.

Valores de A_{agr} superiores a um valor unitário também foram encontrados por Shorrocks & Sevenster (1995) e Sevenster & Van Alphen (1996).

Uma característica biológica importante das moscas necrófagas é a oviposição/larviposição de grupos de ovos/larvas, o que poderia acarretar um padrão agregado mas que não teria efeito final na coexistência (Ives, 1990). Não ocorreria efeito sobre a coexistência porque existe a possibilidade de mortalidade devido a densidade. Como citado anteriormente estes efeitos só ocorrem a partir de uma determinado nível de densidade, até este ponto a mortalidade não será densidade dependente (Beaver, 1973, Putman, 1977, Hanski, 1987, entre outros).

Caso a capacidade suporte não seja atingida, o efeito da densidade será mínimo e a o recrutamento será realizado nesta população, o que não ocorreria sem a agregação do competidor superior (Shorrocks & Rosewell, 1986)

Mesmo não considerando a ocorrência de mortalidade, a redução no tamanho possui custos associados (Roff, 1992), que podem interferir com a diversidade do sistema. Da mesma forma, outros fatores como respostas não lineares a densidade (Prinkkila & Hanski, 1995), variações demográficas (Sevenster & Van Alphen, 1993) e hierarquias competitivas (Begon & Wall, 1987) podem influenciar o mosaico de relações entre as espécies.

CONCLUSÃO

Os dados expostos acima confirmam as premissas gerais associadas com o modelo da agregação indicando que este é um mecanismo importante de manutenção da diversidade neste tipo de comunidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atkinson, W. D & B. Shorrocks. 1981 Competition on a divided and ephemeral resource a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 50:461-471.
- Atkinson, W. D & B Shorrocks 1984. Aggregation of larval diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implication for coexistence *American Naturalist* 124: 336-351.
- Beaver, R. A 1977. Non-Equilibrium 'Island' Communities. Diptera breeding in dead snails *Journal of Animal Ecology* 46: 783-798.
- Beaver, R. A. 1973. The effects of larval competition on puparial size in *Sarcophaga* spp. (Diptera: Sarcophagidae) breeding in dead snails. *Journal of Entomology* 48. 1-9
- Begon, M. & R. Wall, 1987. Individual variation and competitor coexistence: a model *Functional Ecology* 1: 237-241.

- Blackith, R. E. & R. M. Blackith. 1990 Insect infestation of small corpses. *Journal of Natural History* 24:699-709.
- Chesson, P. & N. Huntly. 1988 Community consequences of life-history traits in a variable environment *Annals of Zoology Fennici* 25: 5-16.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition evidence from field experiments *American Naturalist* 122: 661-696
- Ferreira, M. J. M. 1978 Sinantropia de dípteros muscóides em Curitiba, Paraná I. Calliphoridae *Revista brasileira de Biologia* 38: 445-454
- Green, R. F. 1986 Does aggregation prevent competitive exclusion? A response to Atkinson and Shorrocks *American Naturalist* 128 301-304.
- Hagstrum, D. W.; B. Subramanyam & P. W. Flinn. 1997. Nonlinearity of a generic variance-mean equation for stored grain insect sampling data *Environmental Entomology* 26: 1213-1223
- Hanski, I., 1987. Carrion fly community dynamics patchiness, seasonality and coexistence *Ecological Entomology* 12: 257-266
- Hanski, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation *Oikos* 37 306-312
- Hanski, I.; J. Kouki & J. Halkka 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species in *Historical and geographical determinants of community diversity* (R. Ricklefs & D. Schults Eds) University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Hanski, I. & S. Kuusela. 1977. An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. *Annals of Entomology Fennici* 43 108-115.
- Hassell, M. P. & J. K. Waage. 1984 Host-parasitoid population interactions *Annual Review of Entomology* 29: 89-114.
- Hassell, M. P. & H. N. Comins. 1976. Discrete time models for two species competition *Theoretical Population Biology* 09: 202-221
- Ives, A. R. 1991 Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs* 61:75-94.
- Ives, A. R. 1988a. Aggregation and coexistence of competitors *Annals of Zoology Fennici* 25 75-88.
- Ives, A. R. 1988b. Covariance, coexistence and the population dynamics of two competitors using a patchy resource *Journal of Theoretical Biology* 133: 345-361

- Ives, A. R. & R. M. May. 1985 Competition within and between species in a patchy environment: relation between microscopic and macroscopic models *Journal of Theoretical Biology* 115:65-92
- Jaenike, J. & A. C. James. 1991 Aggregation and the coexistence of mycophagous *Drosophila* *Journal of Animal Ecology* 60:913-928
- Johannesen, J. & V. Loeschke. 1996 Distribution, abundance and oviposition patterns of four coexisting *Chia스토cheta* species (Diptera: Anthomyiidae) *Journal of Animal Ecology* 65: 567-576
- Jones, T. H.; M. P. Hassell & R. M. May. 1994 *Population dynamics of host-parasitoid interactions in: Parasitoid community ecology* (A. H. Bradford & W. Sheehan Eds) Oxford University Press
- Kuusela, S. & I. Hanski. 1982. The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion *Holarctic Ecology* 5:337-348
- Krebs, C. J. 1989 *Ecological Methodology* Harper & Row, Publishers, N.Y.
- Lloyd, M. 1967. Mean Crowding. *Journal of Animal Ecology* 36: 1-30
- Ludwig, J. A. & J. F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology: A primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, N.Y., USA
- Nee, S., R. D. Gregory & R. M. May. 1991 Core and satellite species: theory and artefacts *Oikos* 62: 83-87.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity *American Naturalist* 100: 65-75
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology* Wiley, N.Y., USA
- Potvin, C. & D. Roff. 1993. Distribution-free and robust statistical methods: viable alternatives to parametric statistics? *Ecology* 74: 1617-1628.
- Prinkkila, M. L. & I. Hanski. 1995. Complex competitive interactions in four species of *Lucilia* blowflies. *Ecological Entomology* 20: 261-272.
- Putman, R. J. 1977. Dynamics of the blowfly *Calliphora erythrocephala* within carrion. *Journal of Animal Ecology* 46: 853-866.
- Roff, D. A. *The Evolution of life histories: Theory and analysis* Chapman and Hall, N.Y., USA
- Routledge, R. D. & T. B. Swartz. 1991 Taylor's power law re-examined *Oikos* 60: 107-112.
- Rosewell, J., B. Shorrocks & K. Edwards. 1990 Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. 1. Aggregation. *Journal of Animal Ecology* 59: 977-1001
- Schoener, T. W. 1974 Resource Partitioning in Ecological Communities *Science* 185: 27-39
- Shorrocks, B. & J. G. Sevenster. 1995. Explaining local species diversity *Proceedings of the Royal Society of London - serie B* 260:305-309.

- Shorrocks, B.; J Rosewell & K Edwards. 1990. Competition on a divided and ephemeral resource. testing the assumptions II. Association. *Journal of Animal Ecology* 59 1003-1017
- Shorrocks, B. & J Rosewell. 1986 Guild size in Drosophilids: A simulation model *Journal of Animal Ecology* 55:527-541.
- Shorrocks, B., J Rosewell & K Edwards. 1984 Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. *Nature* 310:310-312
- Shorrocks, B.; W Atkinson & P. Charlesworth. 1979 Competition on a divided and ephemeral resource *Journal of Animal Ecology* 48. 899-908
- Sevenster, J. G 1996 Aggregation and coexistence I Theory and analysis *Journal of Animal Ecology* 65.297-307.
- Sevenster, J. G & J J. M Van Alphen. 1996 Aggregation and coexistence. II A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* 65. 308-324.
- Statsoft, Inc 1996 STATISTICA for windows, Computer program manual Versão 5.1 Tulsa, USA.
- Sevenster, J G & J J M Van Alphen 1993 Coexistence in stochastic environments through a life history trade off in *Drosophila* *Lecture Notes in Biomathematics* 98: 155-172.
- Taylor, L R. 1984 Assessing and interpreting the spatial distribution of insect populations. *Annual Review of Entomology* 29: 321-357.
- Taylor, L R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189:732-735
- Taylor, L R. I P Woivod & J. N Perry. 1978. The density dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *Journal of Animal Ecology* 47:383-406
- Taylor, R A J.; R K Lindquist & J L Shipp 1998. Variation and consistency in spatial distributions as measured by Taylor's power law *Environmental Entomology* 27 191-201
- Velloso, H P.; A L. R. Rangel Fº & J A. C. Lima 1991 Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. Rio de Janeiro.
- Von Zuben, C.J.; S F. dos Reis, J. B R. Val; W. A. C. Godoy & O B Ribeiro, 1993. Dynamics of a mathematical model of *Chrysomya megacephala* (Diptera Calliphoridae) *Journal of Medical Entomology* 30: 443-448.
- Warren, P H. & K. J. Gaston. 1997 Interspecific abundance-occupancy relationships: a test of mechanisms using microcosms *Journal of Animal Ecology* 66. 730-742.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments *American Scientist* 65 590-596
- Zar, J. H 1984 *Biostatistical Analysis*, 2nd Edition Prentice-Hall International Editions.

CAPÍTULO III

Heterogeneidade ambiental e seu efeito em predadores e
parasitóides de uma comunidade necrófaga

Heterogeneidade ambiental e seu efeito em predadores e parasitóides de uma comunidade necrófaga

INTRODUÇÃO

A comunidade que utiliza-se de carcaças no campus da Universidade Federal do Paraná é composta por aproximadamente 26 espécies (capítulos I e II desta tese). Destas, apenas cinco não são necrófagas, perfazendo uma riqueza de duas espécies de parasitóides e três espécies de predadores.

De uma maneira geral, comunidades de ambientes efêmeros possuem um variação espacial muito grande na distribuição das populações (Hanski, 1981; Atkinson & Schorrock, 1984, capítulo II desta tese). Esta variação tende a afetar, da mesma forma, a distribuição de espécies de níveis tróficos superiores (Hassell & Waage, 1984; Taylor, 1988; Comins et al., 1992).

Esta heterogeneidade ambiental tem sido considerada como um fator chave na dinâmica populacional de várias espécies (Hassell, 1982), sendo que modelos teóricos tem demonstrado que qualquer fator que leve a uma distribuição agregada de predadores e parasitóides tenderá a contribuir para a estabilidade das populações (May, 1978; Hassell et al., 1991).

A maneira pela qual parasitóides e predadores respondem a variações na densidade do hospedeiro é denominada como resposta funcional (Hassell & Anderson, 1990). Em ambientes efêmeros esta resposta possui a tendência de variar de ambiente para ambiente, devido às características comportamentais e/ou fisiológicas das diferentes espécies (Hassell & Anderson, 1990).

A forma de tais respostas varia de uma correlação densidade-dependente até uma densidade-independente ou ainda exibindo uma relação densidade-invariante (Walde & Murdoch, 1988).

Em comunidades efêmeras, o efeito da predação e do parasitismo na estruturação da comunidade é provavelmente suplantado pelo efeito da agregação. As taxas de parasitismo e de predadores encontradas em campo são normalmente baixas (Beaver, 1986; Schoenly, 1990; Sevenster & Van Alphen, 1996; Souza & Linhares, 1997; Smith & Wall, 1997).

Por outro lado, estudos de laboratório descrevem efeitos sensíveis de predadores em seus hospedeiros, podendo levar a coexistência na comunidade via predação (Worthen, 1989; Hu & Frank, 1997).

Baseado nessas questões, este capítulo tem como objetivos determinar quais características da comunidade necrófaga influenciam a presença de predadores e parasitóides. Procurando responder especificamente: Qual a relação entre a porcentagem de parasitismo e a densidade dos hospedeiros?, Qual a relação entre o tempo de exposição da carcaça e a taxa de parasitismo? e testar a possibilidade de existir uma variável que possa descrever a probabilidade de uma determinada carcaça ter parasitóides ou predadores.

MATERIAL E MÉTODOS

A metodologia relativa à instalação dos experimentos, coleta e identificação dos exemplares necrófagos está descrita no Capítulo I desta tese.

Coleta dos Exemplares

Os espécimes de Coleoptera foram coletados diretamente sobre as carcaças com o auxílio de pinças. Após a coleta foram sacrificados em acetato de etila e guardados a seco.

Com relação aos Hymenoptera, estes foram coletados após emergirem, sacrificados com acetato de etila e guardados em álcool a 70%.

Identificação dos Exemplares

A identificação das espécies de Hymenoptera Parasitica foram realizadas pelo Professor Vinalto Graf do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná.

A espécie de Silphidae, *Oxyletrum discicolle*, foi determinada no Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná. Os demais grupos foram identificados até família sendo considerados neste estudo como uma morfo-espécie.

Todas as espécies estudadas encontram-se depositados junto a Coleção de Entomologia Padre Jesus Santiago Moure do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná.

Análise estatística

As análises estatísticas foram utilizadas com o objetivo de se detectar padrões de estrutura na base de dados coletada. Foi utilizada apenas uma base de dados: adultos criados.

Os procedimentos relativos a análise da homogeneidade das variâncias bem como da normalidade dos dados seguiram o descrito no primeiro capítulo desta tese

Foi utilizada uma ANOVA unifatorial, e o teste de Kruskal-Wallis (KW), uma análise de variância não paramétrica, para testar o efeito do experimento com relação as variáveis consideradas.

Após ter sido feito o teste de Kruskal-Wallis foi realizado um teste de medianas, que corresponde a uma tabela de contingência aonde as entradas são o número de casos em cada amostra que ocorrem acima e abaixo do valor da mediana. A partir desta tabela computam-se os valores do χ^2 comparando-se então com a hipótese nula de que 50% dos casos seriam encontrados acima da mediana e 50% dos casos abaixo.

Para se testar a correlação entre duas variáveis foi utilizado o coeficiente de correlação de Spearman (r_s) (Potvin & Roff, 1993).

Para se examinar a relação entre uma variável dependente dicotômica (discreta) e uma ou mais variáveis independentes foi utilizada uma regressão logística (Trexler & Travis, 1993). Para se testar quais variáveis seriam melhores preditoras foi feita uma análise hierárquica aonde variáveis são retiradas ou incorporadas a um modelo inicial.

Todos os testes foram realizados no programa Statistica 5.1 (Statsoft Inc., 1996).

RESULTADOS

Durante o estudo foram coletados 943 espécimens pertencentes as Ordens Coleoptera e Hymenoptera (Tabela 01). Os valores do número total de indivíduos bem como seu desvio padrão estão descritos na tabela 01.

TABELA 01 NÚMERO TOTAL, MÉDIA E DESVIO PADRÃO DE PREDADORES E PARASITÓIDES COLETADOS EM CARCAÇAS DE RATOS EM DECOMPOSIÇÃO NO CAMPUS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ DURANTE JANEIRO (EXP.I), FEVEREIRO (EXP II) E MARÇO (EXP. III) DE 1999.

Espécie	média	Desvio padrão	Exp. I	Exp II	Exp III	Total
Ichneumonidae <i>Atractodes</i> sp	88	55,61	30	71	163	264
Encyrtidae <i>Hemencyrtus</i> sp	-	-	-	-	171	171
Silphidae <i>Oxyletrum discicolle</i>	51	7,11	61	45	47	153
Histeridae Gen esp não det	35	17,56	34	14	57	105
Staphilinidae Gen esp não det	83,33	12,49	89	95	66	250

Com relação à variação temporal entre os experimentos, as espécies de Coleoptera não apresentaram diferenças em seus valores de mediana (KW - *Oxyletrum discicolle* - $P = 0,37$; Histeridae - $P = 0,70$ e Staphilinidae - $P = 0,93$). Da mesma maneira, *Atractodes* sp. também não teve suas frequências de ocorrência diferentes entre os experimentos (KW - $P = 0,07$).

Como não ocorreram diferenças significativas entre o número de exemplares coletados por experimento em nenhuma das espécies analisadas e, as espécies de Coleoptera não apresentam diferença significativa entre si (KW_{2,198} - $P = 0,06$), as espécies de Coleoptera serão agrupadas (Predadores) e os dados referentes aos três experimentos agrupados para Coleoptera e *Atractodes* sp..

Respostas a variação ambiental

A posição que a carcaça estava em campo (posição no "grid") não afetou significativamente nenhum dos três grupos anteriores: Predadores (KW - $P = 0,51$), *Atractodes* sp. (ANOVA - $P = 0,14$) e *Hemencyrtus* sp. (ANOVA - $P = 0,21$).

Com relação ao tamanho da carcaça (peso), *Atractodes* sp. possui uma relação positiva significativa com este fator ($r_s = 0,65$; $P = 0,02$; $n = 12$) mas, *Hemencyrtus* sp. e o grupo dos predadores embora demonstrando variação (Fig. 02), não apresentam esta relação significativamente diferente da esperada ao acaso (*Hemencyrtus* sp. - $r_s = 0,20$; $P = 0,74$; $n = 05$; Predadores - $r_s = 0,16$; $P = 0,11$; $n = 97$).

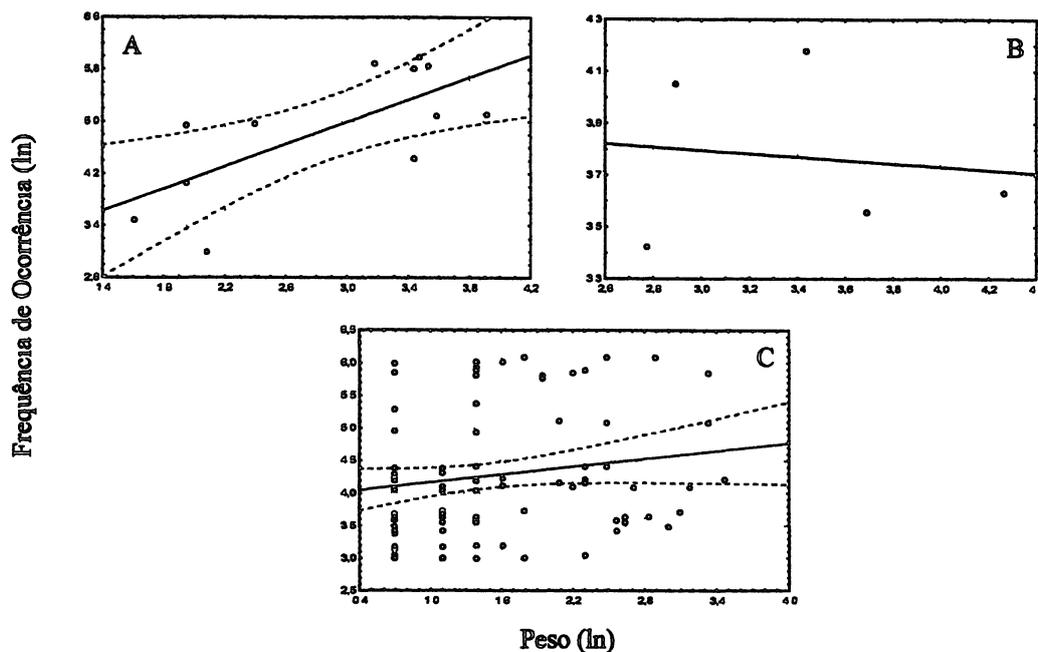


FIGURA 02 RELAÇÃO ENTRE O PESO DA CARÇAÇA E A FREQUÊNCIA DE *TRACTODES* SP. (A), *HEMENCYRTUS* SP (B) E PREDADORES (C). AMBOS OS EIXOS ESTÃO EM ESCALA LOGARÍTMICA

O número de espécimens que emergiram da carcaça é um fator que se correlaciona significativamente com o número de *Atractodes* sp. presentes nas carcaças ($r_s = 0,83$; $P < 0,000$; $n = 12$) mas, para *Hemencyrtus* sp. ($r_s = -0,20$; $P = 0,62$; $n = 05$) e o grupo dos predadores ($r_s = 0,09$; $P = 0,37$; $n = 97$) esta correlação não ocorre (Fig. 03).

A densidade dos indivíduos que emergiram da carcaça é uma fator que não se correlaciona significativamente com nenhuma das espécies ou grupos de espécies considerados (Fig. 04). As correlações são: *Atractodes* sp. ($r_s = 0,44$; $P = 0,14$; $n = 12$), *Hemencyrtus* sp ($r_s = 0,10$; $P = 0,87$; $n = 5$) e, para o grupo dos predadores ($r_s = -0,04$; $P = 0,64$; $n = 97$).

A taxa de parasitismo foi correlacionada negativamente com a densidade de hospedeiros para *Atractodes* sp. ($r_s = -0,71$; $P = 0,01$; $n = 11$) e, positivamente para *Hemencyrtus* sp. ($r_s = 0,30$; $P = 0,62$; $n = 5$).

Em todas as análises citadas acima, o agrupamento predadores apresentou muita variação nos dados, um fator que pode dificultar a observação de padrões de correlação. Desta forma as análises foram repetidas para as três espécies separadamente. Com relação as variáveis peso e densidade, nenhuma das três espécies apresentou correlação significativa (Fig. 05).

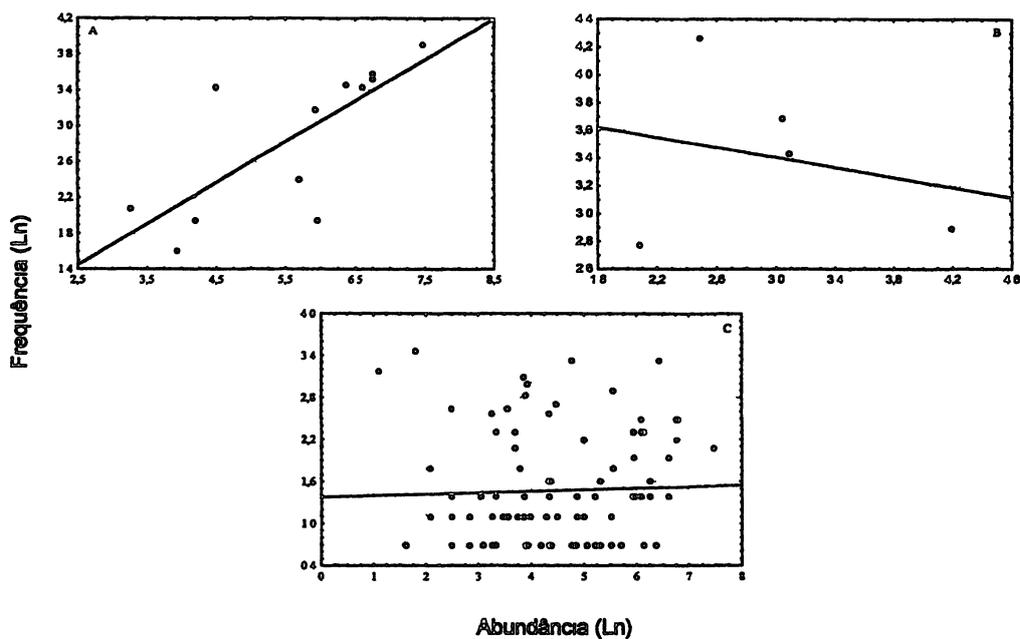


FIGURA 03. RELAÇÃO ENTRE A ABUNDÂNCIA DE INDIVÍDUOS QUE EMERGIRAM DE CARCAÇAS EM DECOMPOSIÇÃO NOS TRÊS EXPERIMENTOS COM A FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA DE *ÁTRACTODES* SP (A), *HEMENCYRTUS* SP (B) E PREDADORES (C) AMBOS OS EIXOS ESTÃO EM ESCALA LOGARÍTMICA.

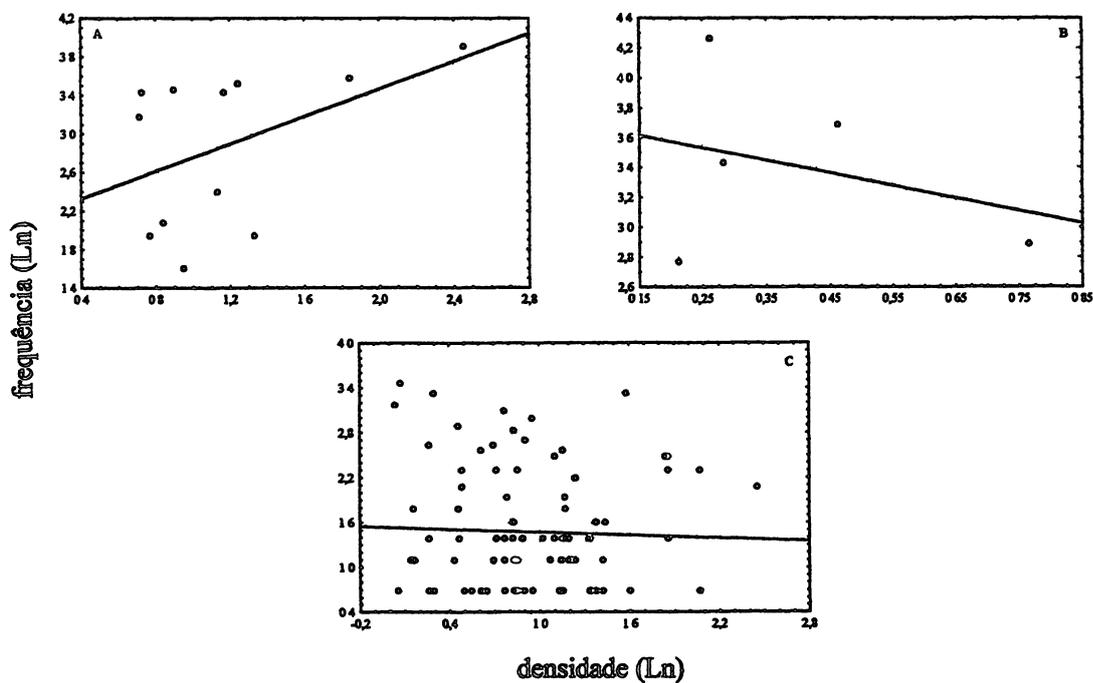


FIGURA 04. RELAÇÃO ENTRE A DENSIDADE DE INDIVÍDUOS QUE EMERGIRAM DE CARCAÇAS EM DECOMPOSIÇÃO NOS TRÊS EXPERIMENTOS COM A FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA DE *ÁTRACTODES* SP. (A); *HEMENCYRTUS* SP (B) E PREDADORES (C). AMBOS OS EIXOS ESTÃO EM ESCALA LOGARÍTMICA.

Entretanto, para a variável número de espécimens, todas as três correlações foram significativas: *Oxyletrum discicolle* ($r_s = 0,35$; $P = 0,02$; $n = 42$); Histeridae ($r_s = 0,49$; $P = 0,000$; $n = 26$) e, staphilinidae ($r_s = 0,67$; $P = 0,000$; $n = 32$).

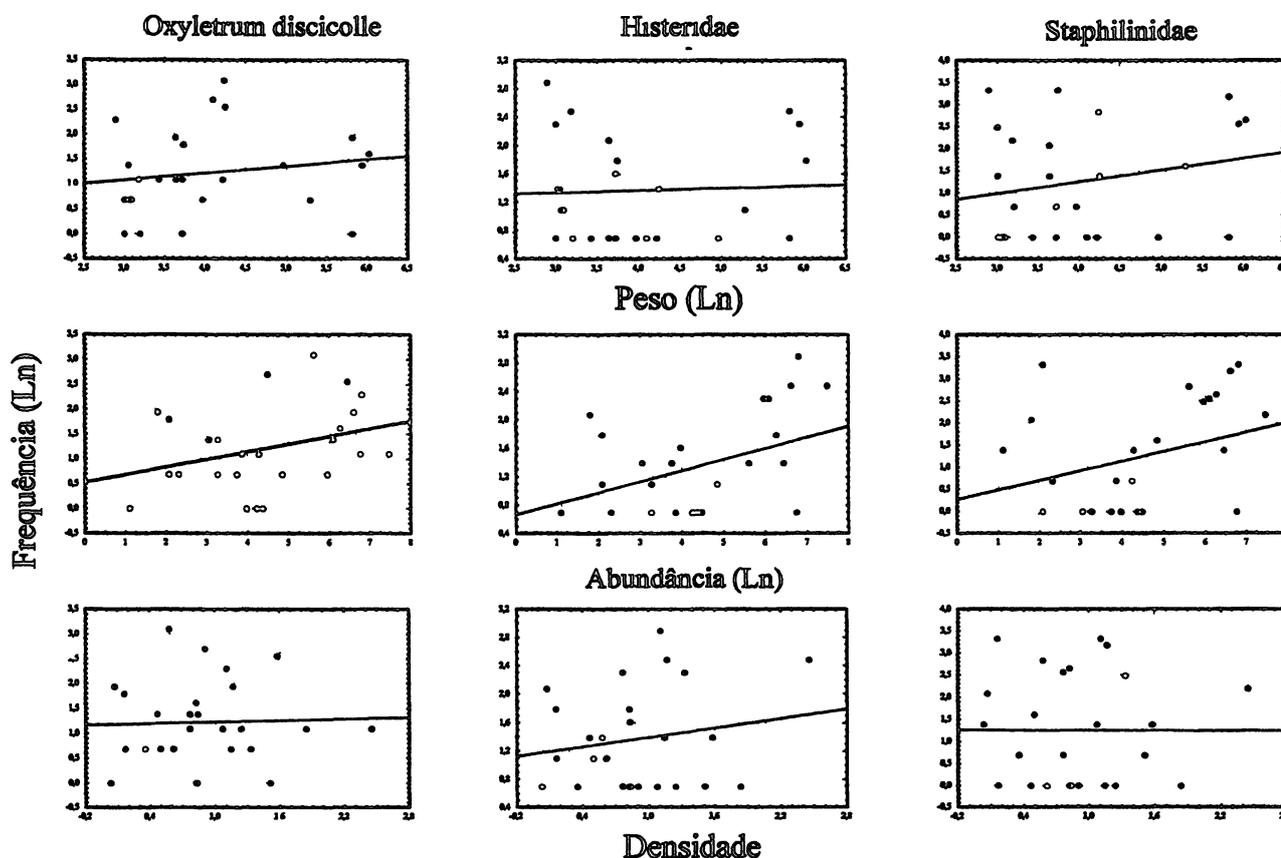


FIGURA 05 RELAÇÃO ENTRE AS ESPÉCIES DE COLEOPTERA E AS VARIÁVEIS PESO, ABUNDÂNCIA E DENSIDADE AMBOS OS EIXOS ESTÃO EM ESCALA LOGARÍTMICA

Outra variável utilizada foi o tempo de permanência da carcaça no campo (Fig. 06). Esta variável não se correlacionou significativamente com o grupo dos predadores ($r_s = 0,04$; $P = 0,56$; $n = 171$) nem com *Hemencyrtus* sp. ($r_s = -0,24$; $P = 0,18$; $n = 5$). Para os *Atractodes* sp. a correlação foi significativa ($r_s = 0,37$; $P < 0,00$; $n = 92$). As espécies que compõem o grupo dos predadores também não se correlacionam significativamente com o tempo de permanência da carcaça em campo ($P > 0,40$).

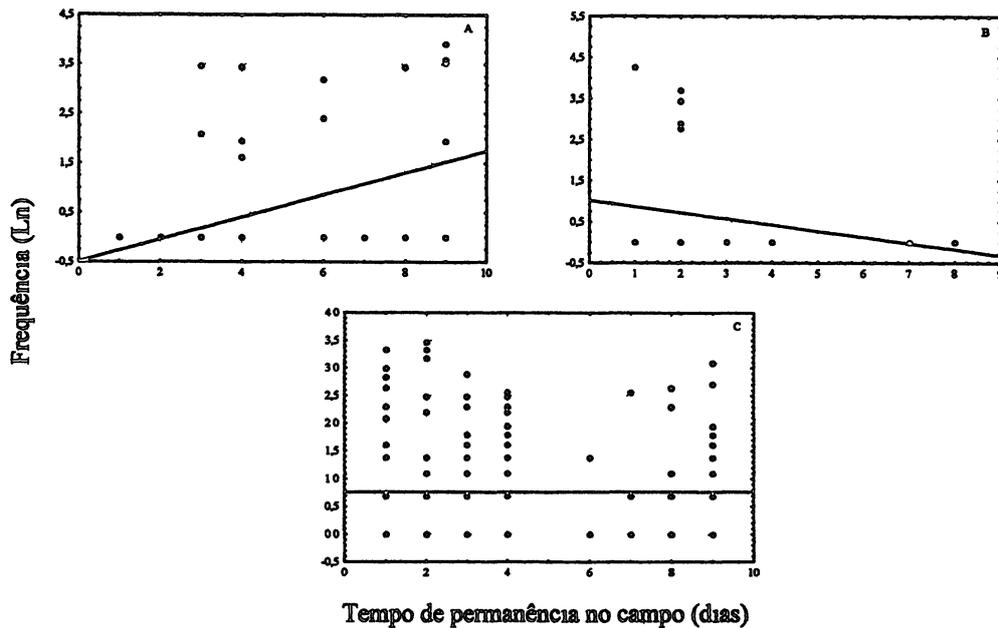


FIGURA 06 RELAÇÃO ENTRE O TEMPO DE PERMANÊNCIA DA CARÇA NO CAMPO E A FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA DE *ATRACTODES* SP (A), *HEMENCYRTUS* SP. (B) E PREDADORES (C) O EIXO DAS ABCISSAS ESTA EM ESCALA LOGARÍTMICA

Embora em números absolutos as variáveis discutidas acima não apresentem uma boa correlação com a frequência de parasitóides e predadores encontrados nas carcaças, podem interferir com a probabilidade de ocorrência de parasitóides ou predadores.

Os resultados da regressão logística para *Atractodes* sp. utilizando-se de um modelo hierarquizado por retirada de variáveis, indicam que as variáveis mais importantes são o peso e abundância ou densidade (Fig. 07). O efeito da retirada da abundância em um modelo contendo densidade não gera resultados significativos ao passo que, ao retirar-se a variável densidade de um modelo com abundância, gera uma diferença significativa (Fig. 07).

Para os predadores (Fig. 08), o mesmo modelo não foi significativo ($P = 0,12$). A variável peso quando analisada separadamente é significativa ($P = 0,02$) embora, sua retirada não cause alteração significativa.

O parasitóide *Hemencyrtus* sp. teve apenas o modelo básico (peso + abundância + densidade) e o modelo (peso + densidade) significativos. Quanto a diferença na hierarquia dos modelos apenas os dois citados diferiram (Fig. 09). Vários valores das variáveis foram abaixo de 0,10 demonstrando uma tendência.

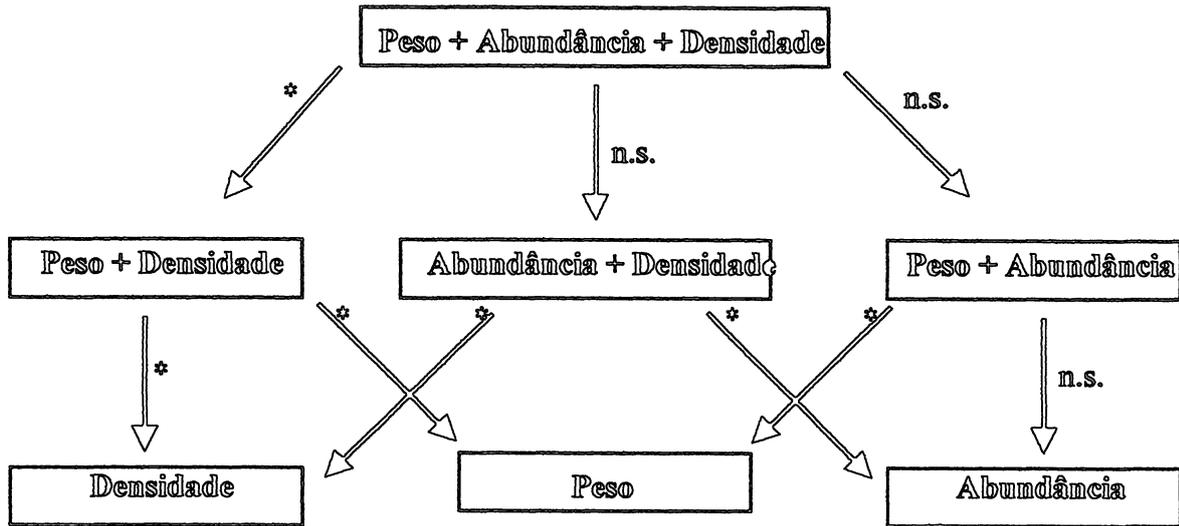


FIGURA 07 DIAGRAMA DEMONSTRANDO O MODELO HIERÁRQUICO RELACIONANDO AS VARIÁVEIS PESO (TAMANHO DA CARÇA), ABUNDÂNCIA E DENSIDADE (DAS ESPÉCIES NECRÓFAGAS) COM A PROBABILIDADE DE OCORRÊNCIA DO PARASITÓIDE *ATRACTODES* SP. EM CARÇAÇAS EM NEGRITO ESTÃO INDICADOS MODELOS SIGNIFICATIVOS AO MÍNIMO DE 0,05 ASTERISCOS INDICAM MODELOS QUE SÃO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES DO HIERARQUICAMENTE ANTERIOR E N.S INDICA QUE O MODELO ANTERIOR E O ATUAL NÃO DIFEREM TODAS AS PONTAS DE SETAS INDICAM A VARIÁVEL QUE NÃO FOI RETIRADA NA ANÁLISE

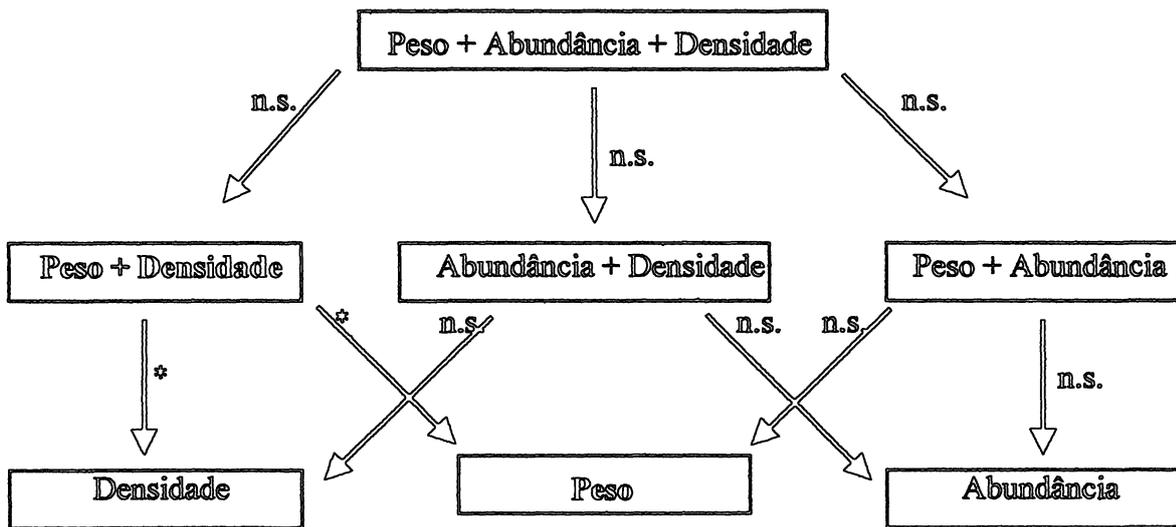


FIGURA 08. DIAGRAMA DEMONSTRANDO O MODELO HIERÁRQUICO RELACIONANDO AS VARIÁVEIS PESO (TAMANHO DA CARÇA), ABUNDÂNCIA E DENSIDADE (DAS ESPÉCIES NECRÓFAGAS) COM A PROBABILIDADE DE OCORRÊNCIA DOS PREDADORES EM CARÇAÇAS EM NEGRITO ESTÃO INDICADOS OS MODELOS SIGNIFICATIVOS AO MÍNIMO DE 0,05. ASTERISCOS INDICAM MODELOS QUE SÃO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES DO HIERARQUICAMENTE ANTERIOR E N.S INDICA QUE O MODELO ANTERIOR E O ATUAL NÃO DIFEREM. TODAS AS PONTAS DE SETAS INDICAM A VARIÁVEL QUE NÃO FOI RETIRADA NA ANÁLISE

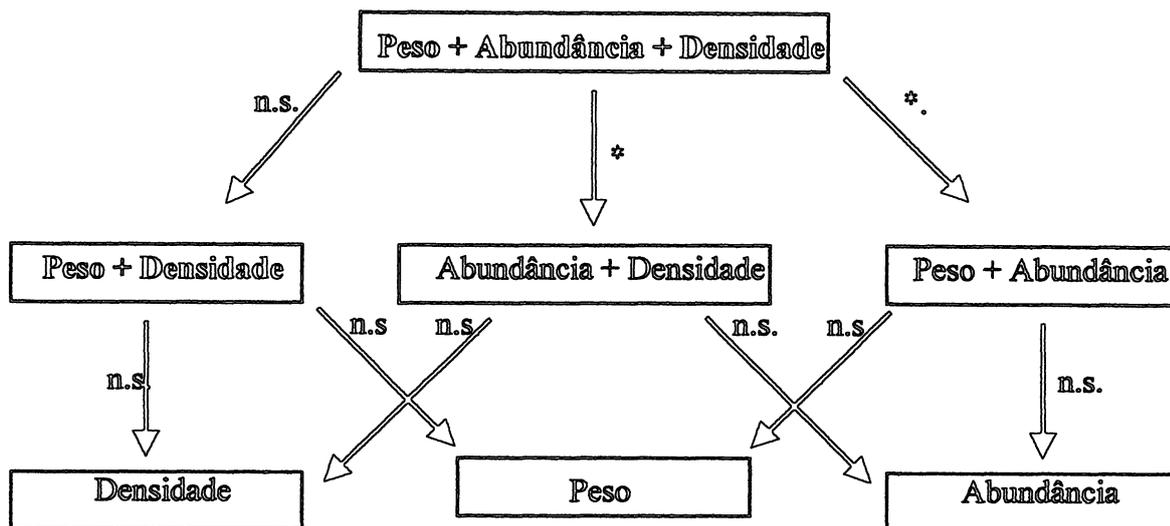


FIGURA 09. DIAGRAMA DEMONSTRANDO O MODELO HIERÁRQUICO RELACIONANDO AS VÁRIAVEIS PESO (TAMANHO DA CARÇA), ABUNDÂNCIA E DENSIDADE (DAS ESPÉCIES NECRÓFAGAS) COM A PROBABILIDADE DE OCORRÊNCIA DO PARASITÓIDE *HEMENCYRTUS SP* EM CARÇAÇAS. EM NEGRITO ESTÃO INDICADOS OS MODELOS SIGNIFICATIVOS AO MÍNIMO DE 0,05. ASTERISCOS INDICAM MODELOS QUE SÃO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES DO HIERARQUICAMENTE ANTERIOR E, N.S INDICA QUE O MODELO ANTERIOR E O ATUAL NÃO DIFEREM TODAS AS PONTAS DE SETAS INDICAM A VARIÁVEL QUE NÃO FOI RETIRADA NA ANÁLISE.

DISCUSSÃO

A riqueza de predadores e parasitóides encontrados neste estudo é muito próxima do encontrado em outras comunidades (Beaver, 1977; Smith & Wall, 1997). Da mesma forma, as taxas de ocorrência encontradas são muito baixas para permitirem uma atuação na estruturação da comunidade. Sugerindo, assim, que o mecanismo da agregação deva ser o responsável pela estruturação (capítulo II desta tese).

Embora sugerindo-se que o parasitismo e a predação não sejam mecanismos importantes na estruturação desta comunidade, a forma com que estas espécies respondem a variação espacial de seus hospedeiros e, desta forma à heterogeneidade do meio, são questões importantes para a dinâmica destas populações.

A primeira resposta dos predadores e parasitas com relação a variação ambiental é sua distribuição agregada na área (May, 1978; Hanski, 1981; Smith & Wall, 1997; capítulo II desta tese).

Na comunidade necrófaga do campus da Universidade Federal do Paraná esta agregação parece ocorrer devido à presença de carcaças mais atrativas para seus

hospedeiros, já que não ocorreram diferenças significativas das frequências de parasitas e predadores com relação a posição da carcaça.

Os estímulos utilizados para procurar os hospedeiros são normalmente químicos (Dyer & Landis, 1997). A microtopografia ambiental também influencia no movimento em várias espécies de insetos (Wiens et al., 1995) o que também pode ocorrer com a distribuição das carcaças no ambiente.

Existem sugestões que a maximização do encontro do hospedeiro/presa seria feito através da discriminação entre áreas de alta e baixa densidade (Morrison & Strog, 1980; Hassel & Anderson, 1990).

Para *Atractodes* sp. ocorreu uma agregação maior em carcaças maiores, que por sua vez permitem o desenvolvimento de mais indivíduos (abundância), embora possuam uma densidade menor (capítulo I desta tese). A resposta funcional de *Atractodes* sp. é densidade dependente com a abundância do hospedeiro e, a porcentagem de parasitismo é inversamente relacionado com a densidade do hospedeiro, o que esta de acordo com o encontrado para os hospedeiros em relação as carcaças (capítulo I desta tese). Este gênero foi coletado por Payne (1971) em carcaças de porcos, sendo considerado por este autor como um generalista.

Com relação à resposta funcional, as espécies de Ichneumonidae têm apresentado uma resposta inversamente relacionada entre a densidade e a porcentagem de parasitismo. Dos nove gêneros citados em Walde & Murdock (1988) sete possuíam respostas densidade-dependente inversa

Esta tipo de resposta pode ocorrer devido ao tempo de procura não estar relacionado com a densidade de hospedeiros (Molumby, 1995) e sim com variações diárias deste comportamento (Dyer & Landis, 1997), embora outras explicações envolvendo número de oviposições e tempo de manuseio do hospedeiro também são experimentalmente possíveis (Hassell & Waage, 1984; Walde & Murdock, 1988).

Como ocorreu uma correlação positiva entre tempo de exposição da carcaça e frequência de *Atractodes* sp. é possível hipotetizar que a procura pode variar com a densidade dos sítios disponíveis, isto é, dependendo do número de sítios as respostas podem variar desde densidade inversa até densidade dependente.

A espécie *Hemencyrtus* sp., ao contrário de *Atractodes* sp., respondeu diferentemente as variáveis analisadas, apresentado uma relação inversa com o tamanho da carcaça e a abundância e, uma resposta positiva com relação a densidade. O espectro

de peso de carcaças que *Hemencyrtus* sp. utilizou enquadrar-se nas classes A e B, com predomínio de A o que poderia levar a uma relação entre abundância e frequência de parasitismo negativa.

Por outro lado, a relação positiva entre porcentagem de parasitismo e densidade de hospedeiros para os Chalcidoidea tem sido considerada como dependente da escala (Walde & Murdock, 1988). As espécies deste grupo possuem tamanho reduzido (< 4mm) e, devem possuir áreas de busca menores, resultando desta forma em agregações em escalas espaciais menores (Walde & Murdock, 1988). Assim, o tempo gasto na procura dos hospedeiros tenderia a ser menor do que tempo gasto parasitando, o que levaria a uma resposta densidade dependente (Hassell & Waage, 1984).

A correlação negativa encontrada entre o tempo de exposição da carcaça e a frequência de *Hemencyrtus* sp. pode ser uma evidência de que as buscas são rápidas.

Hanski (1981) estabeleceu que a coexistência das espécies em uma comunidade efêmera pode ser facilitada pela presença de um predador desde que: (a) as presas fossem agregadas com covariância zero; (b) os predadores forrageassem aleatoriamente entre ambientes e, (c) os predadores estivessem agregados em áreas com maior abundância de presas.

Neste estudo, as presas e predadores estão agregados e não possuem covariação significativa entre si (capítulo II, desta tese). É também provável que a busca por presas seja aleatória devido a não existência de relação entre a posição da carcaça e a frequência de predadores. Além de existir uma relação significativa entre predadores e abundância, tanto no nível de espécies/morfoespécies consideradas. Quando considerados como uma única unidade – Predadores – a relação não ocorre, indicando que as espécies devam estar respondendo de forma diferente à heterogeneidade ambiental.

Sendo assim os pressupostos feitos por Hanski (1981) sobre a distribuição dos predadores parecem coincidir bem com os dados de campo. Questões sobre facilitação de coexistência deveriam incluir estudos sobre a demografia de presas e predadores mas evidências de laboratório sugerem que a predação pode facilitar a coexistência em comunidades efêmeras (Worthen, 1989; Hu & Frankael, 1997).

Os predadores neste estudo tendem a ser generalistas, já que o ambiente é espacialmente e temporalmente irregular, existe a tendência a uma expansão de dieta (Sowig, 1997) e de uma resposta agregativa (Krebs, 1994).

Para os Hymenoptera as probabilidades de determinada carcaça ter ou não parasitóides e/ou predadores foi relacionada com a densidade dos hospedeiros e o tamanho da carcaça, sendo que para os predadores a única variável que influenciou esta probabilidade foi o tamanho da carcaça. Tais características estão de acordo com a discussão destas variáveis separadamente.

Embora influenciados pela mesma variável, densidade, os Hymenoptera respondem diferentemente à sua variação, refletindo variações comportamentais e temporais. Já para os predadores as respostas são mais homogêneas, embora não seja possível associar respostas funcionais com os dados de campo para melhor diferenciar entre os grupos.

CONCLUSÃO

A predação e o parasitismo não possuem efeito acentuado na coexistência nesta comunidade devido principalmente à sua baixa frequência de ocorrência.

As respostas dos parasitas e predadores variam em escalas espaciais muito pequenas. Estes resultados fornecem evidências do papel da escala espacial nas respostas dos organismo. Tal plasticidade deve ser cuidadosamente analisada quando da utilização de dados experimentais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atkinson, W D & B Shorrocks 1984 Aggregation of larval diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implication for coexistence. *American Naturalist* 124. 336-351
- Beaver, R. A 1977. Non-Equilibrium 'Island' Communities: Diptera breeding in dead snails *Journal of Animal Ecology* 46. 783-798.
- Beaver, R. A 1986 Some diptera and their parasitoids bred from dead snails in Zambia.. *Entomologist Monthly Magazine* 122: 195-199
- Comins, H N., M P Hassel & R. M. May 1992 The spatial dynamics of host-parasitoid systems *Journal of Animal Ecology* 61. 735-748
- Dyer, L. E & D A. Landis. 1997 Diurnal behaviour of *Eriborus terebrans* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 26. 1385-1392
- Ferreira, M. J M. 1978 Simantropia de dípteros muscoides em Curitiba, Paraná I Calliphoridae. *Revista brasileira de Biologia* 38 445-454.
- Hanski, I 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37:306-312

- Hassell, M P 1982. Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments *Ecological Entomology* 7: 365-377
- Hassell, M P & R. M Anderson 1990. Predador-prey and host-pathogen interactions in *Ecological Concepts* (J M. Cherret Ed) Blackwell Scientific Publications, London.
- Hassell, M. P. & J K Waage 1984 Host-parasitoid population interactions *Annual Review of Entomology* 29 89-114
- Hassell, M P, R M. May, S. W Pacala & P L. Chesson 1991 The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. 1. A general criterion *American Naturalist* 133. 568-583
- Hu, G. Y. & J. H Frank 1997 Predation on the horn fly (Diptera Muscidae) by five species of *Philonothus* (Coleoptera Staphilimidae) *Environmental Entomology* 26 1240-1246
- Krebs, C. J, 1994 *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins, New York
- May, R M 1978 Host-Parasitoid systems in patchy environments A phenomenological model *Journal of Animal Ecology* 47 833-843
- Molunby, A. 1995. Dynamics of parasitism in the organ-pipe wasp, *Trypoxylon politum* effects of spatial scale on parasitoid functional response. *Ecological Entomology* 20 159-168
- Morrison G. & D R. Strong, Jr. 1980 Spatial variation in host-density and the intensity of parasitism. some empirical examples. *Environmental Entomology* 9 159-152
- Payne, J. A. 1971 Hymenoptera associated with pig carrion *Proceedings of Entomological Society of Washington* 73 132-141
- Potvin, C & D. Roff 1993 Distribution-free and robust statistical methods. viable alternatives to parametric statistics? *Ecology* 74 1617-1628
- Schoenly, K. 1990 The predators of insects *Ecological Entomology* 15: 333-345.
- Sevenster, J. G & J. J M Van Alphen. 1996 Aggregation and coexistence II A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* 65 308-324.
- Smith, K E. & R Wall 1997 The use of carrion as breeding sites by the blowfly *Lucilia sericata* and other calliphoridae. *Medical and Veterinary Entomology* 11 38-44.
- Souza, A. M. and A X. Linhares. 1997 Diptera and Coleoptera of potential forensic importance in Southeastern Brazil: relative abundance and seasonality *Medical and Veterinary Entomology* 11 8-12.
- Sowig, P. 1997. Predation among *Sphaeridium* larvae. the role of starvation and size differences (Coleoptera Hydrophilidae). *Ethology, Ecology & Evolution* 9: 241-251.
- Statsoft, Inc. 1996 STATISTICA for windows, Computer program manual Versão 5.1. Tulsa, USA
- Taylor, A D 1988. Large-scale spatial structure and population dynamics in arthropod predator prey systems. *Annals of Zoology Fennici* 25 63-74.
- Trexler, J. C. & J Travis. 1993 Nontraditional regression analysis *Ecology* 74: 1629-1637.
- Velloso, H P., A. L. R. Rangel F° & J. A. C. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. Rio de Janeiro.
- Walde, S. J. & W W. Murdoch 1988. Spatial density dependence in parasitoids. *Annual Review of Entomology* 33 441-446.

Wiens, J. A., T. O. Crist, K. A. Kinberly, A. With & B. Milne 1995. Fractal patterns of insect movement in microlandscape mosaics *Ecology* 76 663-666.

Worthen, W. B. 1989 Predator-mediated coexistence in laboratory communities of mycophagous *Drosophila* (Diptera Drosophilidae) *Ecological Entomology* 14 117-126